UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

FACULTÉ MIXTE DE MÉDECINE ET DE PHARMACIE

Année 1963 N° 107

Recherches sur le rôle respectif de l'os enchondral et de l'os périostique dans la croissance des os longs

Travail du Laboratoire d'Histologie
de la Faculté de Médecine de Toulouse

THÈSE
POUR LE DOCTORAT EN MÉDECINE

présentée et soutenue publiquement en Décembre 1963

PAR

Jacques SARROSTE
Ancien Interne des Hôpitaux
Ancien Assistant d'Histologie à la Faculté de Médecine

MEMBRES DU JURY..
- MM. FABRE (P.), *Président.*
- BIMES, RIEUNAU, PLANEL — *Assesseurs*
- SARRAZIN, *Suppléant*

TOULOUSE
IMPRIMERIE TOULOUSAINE Vve R. LION
16, rue Lakanal, 16
1963

Recherches sur le rôle respectif de l'os enchondral et de l'os périostique dans la croissance des os longs

UNIVERSITE DE TOULOUSE

FACULTÉ MIXTE DE MÉDECINE ET DE PHARMACIE

TABLEAU DU PERSONNEL

DOYEN. . . . . MM. Lazorthes.
1er ASSESSEUR . . . . . Blanc.
2e ASSESSEUR. . . . . Sorel.
DOYENS HONORAIRES. . . . . Gorse, Calvet, Lefebvre, Brustier.

PROFESSEURS HONORAIRES

MM. Ribaut, Vallois, Tapie, Delas, Riser, Bounhoure.

SECTION MEDECINE

PROFESSEURS

Clinique médicale. . . . . MM. Mériel,
Clinique médicale. . . . . Gadrat.
Clinique chirurgicale et Gynéco ogie. . . . . Fabre (P.).
Clinique chirurgicale et du Cancer. . . . . Grimoud.
Clinique chirurgicale infantile et Orthopédie . . . . . Virenque.
Clinique des Maladies cutanées et syphilitiques. . . . . Bazex.
Clinique des Maladies de la Tuberculose et Pathologie interne. . . . . Morel.
Clinique des Maladies des voies urinaires . . . . . Lhez.
Clinique médicale infantile et Puériculture. . . . . Sorel (R.).
Clinique médicale de la Première enfance. . . . . Bardier.
Clinique de Neurologie et Psychiatrie. . . . . Géraud.
Clinique obstétricale. . . . . Guilhem (P.).
Clinique odonto-stomatologique. . . . . Cadenat (H.).
Clinique ophtalmologique . . . . Calmettes.
Clinique O.R.L. et de Chirurgie maxillo-faciale . . . . . Calvet.
Rhumatologie. . . . . Ruffié (R.).
Clinique traumatologique des membres. . . . . Rieunau.
Accouchement et Obstétricie sociale . . . . . Pontonnier.
Anatomie. . . . . Lazorthes.
Anatomie appliquée. . . . . Poulhès.
Anatomie pathologique . . . . . Fabre (J.).
Bactériologie, Hygiène, Médecine sociale. . . . . Andrieu.
Chimie biologique . . . . . Vaidgué (P.).
Electro-Radiologie. . . . . Marquès.
Embryologie . . . . . Broussy.
Histologie. . . . . Bimes.
Hydrologie thérapeutique et Climatologie . . . . . Darnaud.
Médecine légale et du Travail Planques.
Médecine sociale . . . . . N...
Parasitologie . . . . . Bouisset.
Pathologie chirurgicale . . . . . Dambrin.
Pathologie générale et Médecine expérimentale. . . . . Sendrail.
Physico-Chimie . . . . . Auvergnat.
Physiologie . . . . . Laporte (Y.).
Physiologie appliquée et Pharmacologie. . . . . Baisset.
Physique biologique et médicale. . . . . Bugnard.
Propédeutique médicale. . . . . Laporte (J.).
Thérapeutique . . . . . Dardenne.

PROFESSEURS A TITRE PERSONNEL

Anatomie gén. et comparée. . MM. Coulouma.
Bactériologie. . . . . Mme Enjalbert.
Biochimie médicale. . . . . MM. Douste-Blazy.
Médecine générale. . . . . Monnier.
Oto-Rhino-Laryngologie. . . . MM. Claux.
Pathologie médicale . . . . . Boulard.
Pathologie chirurgicale . . . . . Lagrot.

PROFESSEURS SANS CHAIRE

Histologie et Embryologie. . . . MM. Planel.
Ophtalmologie. . . . . Déodati.
Parasitologie. . . . . Ruffié (J.).
Physiologie . . . . . Montastruc.
Physique médicale. . . . . Bru.

MAITRES DE CONFERENCES AGREGES

Anatomie. . . . . MM. Bastide.
Anatomie pathologique. . . . . Bouissou.
Anesthésiologie . . . . . Lareng.
Cancérologie. . . . . Estrade.
Chirurgie générale. . . . . Gédéon.
Electro-Radiologie. . . . . Pons.
Hématologie. . . . . Ducos.
Histologie et Embryologie. . . . Guilhem (A.).
Pathologie expérimentale. . . . Gleizes.
Physiologie. . . . . Bessou.
Physique médicale. . . . . Commanay.
Pneumophtisiologie . . . . . Miguères.

AGREGES

Médecine générale. . . . . MM. Ribaut.
— . . . . . Calazel.
— . . . . . Rascol.
— . . . . . Le Tallec.
— . . . . . Ribet.
Chirurgie générale. . . . . Enjalbert.
— . . . . . Ficat.
— . . . . . Pasqualé.
— . . . . . Souquet.
— . . . . . Sarrazin.
— . . . . . Gaubert.
Dermatologie - Syphiligraphie Dupré.
Hydrologie. . . . . Denard.
Médecine légale. . . . . Grèzes-Rueff.
Neurochirurgie. . . . . Espagno (J.).
Neurologie et Psychiatrie. . . . Gayral.
Obstétrique . . . . . Espagno (Guy).
Ophtalmologie. . . . . Bec.
Pneumo-Phtisiologie. . . . . Delaude.

AGREGES LIBRES

Anatomie. . . . . MM. Thomas.
Pathologie chirurgicale . . . . . Dieulafé.

SECTION PHARMACIE

PROFESSEURS

Botanique, Cryptogamie. . . . . Mme Dulucq-Mathon
Chimie analytique, Toxicologie et Hygiène industrielle. MM. Bourbon.
Chimie pharmaceutique. . . . . Blanc.
Matière médicale. . . . . Vincent.
Pharmacie chimique et Pharmacodynamie . . . . . Caujolle.
Pharmacie galénique . . . . . Stanislas.
Zoologie. . . . . Roux.

PROFESSEURS A TITRE PERSONNEL

Botanique. . . . . MM. Roques.
Pharmacie. . . . . Couturier.
Sciences naturelles . . . . . Mme Caujolle.

PROFESSEURS SANS CHAIRE

Microbiologie. . . . . MM. Breuillaud.
Sciences physiques . . . . . Pitet.

MAITRES DE CONFERENCES AGREGES

Toxicologie. . . . . M. Broussy G.

PERSONNEL ADMINISTRATIF

Secrétaire principal. . . . . MM. Roche.
Secrétaire. . . . . Berrut.

La Faculté déclare n'être pas responsable des opinions émises par les candidats.
(Délibération en date du 12 mai 1891)

UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

FACULTÉ MIXTE DE MÉDECINE ET DE PHARMACIE

Année 1963 N° 107

Recherches sur le rôle respectif de l'os enchondral et de l'os périostique dans la croissance des os longs

Travail du Laboratoire d'Histologie
de la Faculté de Médecine de Toulouse

THÈSE
POUR LE DOCTORAT EN MÉDECINE

présentée et soutenue publiquement en Décembre 1963

PAR

Jacques SARROSTE
Ancien Interne des Hôpitaux
Ancien Assistant d'Histologie à la Faculté de Médecine

MEMBRES DU JURY.. MM. FABRE (P.), *Président.*
BIMES
RIEUNAU *Assesseurs*
PLANEL
SARRAZIN, *Suppléant*

TOULOUSE
IMPRIMERIE TOULOUSAINE Vve R. LION
16, rue Lakanal, 16
1963

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

A MES PARENTS

A MA FEMME

A MES ENFANTS

A TOUS LES MIENS

A MES MAITRES DE LA FACULTÉ
ET DES HOPITAUX

A MES CAMARADES D'INTERNAT
ET DU LABORATOIRE D'HISTOLOGIE

A MES AMIS

AVANT-PROPOS

Nous ne saurions entreprendre l'exposé de ce travail sans témoigner tout d'abord notre respectueuse gratitude à notre jury de thèse :

A Monsieur le Professeur Pierre FABRE qui nous a fait le grand honneur d'accepter la présidence de notre jury de thèse. Il nous donne l'exemple de ce qu'est la Chirurgie libérée par son expérience des servitudes de la technique et devenant Science profondément humaine. Nous le prions de trouver ici l'expression de notre respectueuse reconnaissance pour la haute bienveillance qu'il nous a témoignée en nous accueillant dans son Service. Nous l'assurons de notre très sincère et très profond attachement.

A Monsieur le Professeur BIMES qui nous a prodigué en même temps que son brillant enseignement toute sa sollicitude en nous acceptant dans son Laboratoire. Nous lui exprimons nos sentiments de vive et déférente gratitude.

A Monsieur le Professeur RIEUNAU qui a beaucoup participé à notre formation clinique. Nous ne saurions

oublier les précieux conseils qu'il n'a cessé de nous donner et nous le prions d'accepter l'hommage de notre respectueuse fidélité.

A Monsieur le Professeur PLANEL qui nous a inspiré le sujet de ce travail et qui n'a cessé de nous prodiguer ses conseils en participant chaque jour à l'élaboration de ces recherches. Avec l'espoir de poursuivre cette collaboration, nous l'assurons de notre très sincère attachement.

A Monsieur le Professeur SARRAZIN pour la bienveillance dont il a toujours fait preuve à notre égard.

Nous remercions également nos camarades et le personnel du Laboratoire pour les conseils techniques qu'ils ont bien voulu nous donnner.

PLAN D'ÉTUDE

HISTORIQUE

Introduction.
Théorie classique.
Théorie de Policard.
Théorie de Lacroix.
Travaux récents.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE.

Matériel.
Technique.

RÉSULTATS.

Tibia de Rat.
Autres pièces squelettiques du Rat.
Résultats chez les autres espèces.
Croissance osseuse en dehors des Mammifères.

Discussion.

Premiers stades.
Ossification enchondrale médullaire.
Ossification enchondrale diaphysaire.
Remaniements secondaires et variation modelante.
Croissance en épaisseur.

Conclusion.

Schéma général de la croissance des os longs.

HISTORIQUE

Depuis les travaux de Stephen Hales (1727), Duhamel (1742), John Hunter (1770), on sait que les os longs se développent par leurs extrémités, et non par une croissance interstitielle comme on le croyait jusqu'alors. De nombreux auteurs se sont attachés à définir les éléments histologiques responsables de la croissance osseuse en général.

Les travaux de Goodsir (1845), Gegenbaur (1867), Köllicker (1868), Sappey (1889), Frey (1877), ont permis de définir l'existence d'une zone cartilagineuse particulière, interposée entre épiphyse et diaphyse, que l'on a appelée « cartilages de conjugaison ». C'est à ce niveau que les auteurs classiques ont localisé la croissance en longueur des os longs.

Mais la notion de cartilage de conjugaison devait s'avérer insuffisante pour expliquer la totalité de l'accroissement du fût osseux diaphysaire. Il fallait en effet préciser l'origine même du tissu osseux progressivement formé qui participe directement à l'accroissement en longueur de la diaphyse.

1° A la suite des travaux de Ranvier (1873), Vialleton (1919), Schaffer (1911), Dahl (1936), Langenskiold (1947) et surtout Lacroix (1944-45-49), se définit l'existence de l'encoche d'ossification de la

zone métaphysaire externe. La majorité des auteurs attribue au périoste seul la responsabilité de l'élaboration progressive du tissu osseux cortical diaphysaire. Pour ces auteurs, les cartilages de conjugaison n'interviendraient dans l'accroissement des pièces osseuses qu'indirectement en refoulant excentriquement les épiphyses.

2° Cette participation du périoste à la croissance osseuse acquiert une bien plus grande importance avec Policard (1941) : l'encoche d'ossification représente en effet pour cet auteur presque complètement l'appareil de croissance de l'os long, le rôle du cartilage de conjugaison étant alors très accessoire.

3° En fait, l'origine périostique de l'os diaphysaire ne devait pas être admise par tous les histologistes et c'est à la suite des travaux de Lacroix, que devait apparaître la notion de l'origine enchondrale d'une portion de la corticale diaphysaire, dans les os en voie de croissance. Toutefois, pour cet auteur, la participation de l'os enchondral à l'édification de la diaphyse reste limitée, l'os enchondral diaphysaire étant rapidement remplacé par des lamelles osseuses d'origine périostique.

4° C'est à la suite des travaux de Leblond et Wilkinson (1950), sur le phosphore radioactif, et de ceux de Godard (1952-55) sur les substances métachromatiques de l'os que prend nettement naissance une théorie enchondrale de l'édification diaphysaire. Cette théorie devait être confirmée secondairement par les travaux de Ham (1952-57) et de Herr (1959-60). Il apparaît dès lors qu'une partie notable de la diaphyse se forme définitivement jusqu'à l'haversification dans du tissu osseux d'origine enchondrale.

Malgré les travaux de ces derniers auteurs, il semble qu'actuellement cette participation de l'os enchondral à l'édification de la diaphyse des os longs ne soit pas

admise ou soit plus simplement ignorée par la majorité des histologistes.

Devant ces divergences d'opinion, nous avons étudié de nouveau le problème de la croissance en longueur des os longs. Nos recherches ont porté sur diverses pièces osseuses prélevées sur des animaux d'âge et d'espèces différents, et nous ont conduit à préciser le rôle qu'exercent le cartilage de conjugaison et l'os enchondral dans la croissance en longueur des os longs. Ces recherches nous ont permis de constater également l'importance de notables variations suivant les espèces, l'âge et les pièces osseuses considérées. Tenant compte de toutes ces observations, nous avons cherché à dégager une nouvelle conception des processus morphologiques de la croissance des os longs.

I. Théorie classique

Les auteurs classiques, et en particulier Dubreuil (1911), divisent la croissance d'un os long en deux périodes :

1° La période d'ossification primaire.
2° La période d'ossification secondaire.

• A) *La période d'ossification primaire* résulte de trois processus :

— la préossification :
— l'ossification enchondrale :
— l'ossification périostique.

a) *Préossification*

Dans le tissu mésenchymateux du scléroblastème embryonnaire se différencie une plage centrale cartilagineuse qui représente une ébauche de l'os long. Cette plage prend progressivement la forme de l'os futur. Autour d'elle les cellules mésenchymateuses se tassent

et forment le périchondre. La couche profonde de ce périchondre est formée de cellules conjonctives jeunes qui se multiplient et se transforment en ostéoblastes. Ceux-ci élaborent autour de la partie moyenne de l'ébauche un manchon d'osséine formant la croûte osseuse périchondrale. Celle-ci s'allonge à mesure que le modèle cartilagineux se développe. La couche d'osséine s'épaissit progressivement, se calcifie en englobant les ostéoblastes qui l'ont sécrétée. Le périchondre devient alors périoste et sa face profonde s'applique directement sur les travées osseuses dont l'ensemble va former la corticale périostique primaire.

Pendant ce temps, au centre de la diaphyse le cartilage subit une transformation et devient hypertrophique tandis que sa substance fondamentale se calcifie. Des vaisseaux sanguins se dirigent vers la partie médiane de l'ébauche osseuse, traversent la corticale primaire de dehors en dedans et pénètrent dans la zone du cartilage hypertrophique calcifié central. Ils se bifurquent et divergent vers les deux extrémités du modèle cartilagineux.

A partir de ce moment quatre processus parallèles s'observent :

— la résorption progressive du cartilage de la partie centrale de l'ébauche osseuse entraînant l'apparition d'une cavité médullaire primitive ;

— la croissance du modèle cartilagineux par ses extrémités provoquant l'individualisation des deux épiphyses ;

— un début d'organisation du tissu cartilagineux qui limite les deux extrémités de la cavité médullaire primitive. Ce début d'organisation préfigure le cartilage de conjugaison ;

— l'allongement et l'épaississement de la croûte diaphysaire primaire, cette croissance résultant de l'activité ostéogénique de la couche fertile du périoste.

A ce moment finit la préossification, et la future pièce osseuse comprend :

— un mince cylindre d'os périostique représentant la diaphyse ;

— deux épiphyses cartilagineuses engagées comme deux bouchons aux extrémités du cylindre osseux primaire ;

— un canal médullaire irrégulier dans la partie moyenne de la diaphyse ;

— une gaine conjonctive périostique dans la portion centrale diaphysaire et périchondrale dans les portions épiphysaires.

b) *Ossification enchondrale médullaire*

Les bourgeons conjonctivo-vasculaires divergent du centre vers les extrémités à l'intérieur de la diaphyse et effondrent les portions de matière amorphe cartilagineuse qui séparent transversalement les chondrocytes hypertrophiques du futur cartilage de conjugaison tout en respectant les cloisons longitudinales. Celles-ci vont former les travées directrices de l'ossification enchondrale. Comme tous les vaisseaux avancent de front, le cartilage est érodé au même niveau suivant une surface à peu près plane qui se traduit sur les coupes par une ligne transversale irrégulière : la ligne d'érosion.

Au delà de cette ligne d'érosion, c'est-à-dire dans la région située à la limite de la diaphyse et de l'épiphyse, le cartilage achève son organisation particulière qui va présider à la croissance en longueur de la pièce osseuse en général. Cette région constitue, à ce stade, la zone d'accroissement.

Le cartilage de cette région comprend plusieurs couches en allant de l'épiphyse vers la diaphyse :

1° Le cartilage hyalin ou zone de réserve à chondroblastes ou chondrocytes noyés dans une substance fondamentale cartilagineuse abondante.

2° Le cartilage sérié où les cellules cartilagineuses se disposent en piles d'assiettes ou, mieux, en groupes isogéniques séparés par des travées longitudinales de substance fondamentale. Cette région constitue en effet une véritable zone génératrice où vont se former continuellement de nouvelles cellules cartilagineuses qui repoussent excentriquement l'épiphyse. Le cartilage sérié se déplace ainsi progressivement en laissant derrière lui des cellules qui vont constituer la couche suivante de la zone d'accroissement.

3° Le cartilage hypertrophique : au-dessous des cellules sériées sont disposées suivant la même orientation des cellules cartilagineuses énormes en voie de dégénérescence. Les travées longitudinales et transversales de substance fondamentale séparant ces cellules sont très minces. Cette substance fondamentale, à la partie inférieure de cette zone, se charge de sels calcaires, et l'ensemble prend alors le nom de cartilage hypertrophique calcifié. Les cloisons transversales de ces logettes contenant les cellules cartilagineuses hypertrophiques les plus inférieures sont effondrées par les bourgeons conjonctivo-vasculaires au niveau de la ligne d'érosion.

4° La zone ostéoïde : au-dessous de la ligne d'érosion, les cellules conjonctives amenées par les bourgeons vasculaires se déposent contre les travées cartilagineuses longitudinales restantes qui vont servir de travées directrices aux phénomènes de l'ostéogénèse enchondrale. Ces cellules conjonctives s'entourent de préosséine. Il se constitue ainsi des travées mixtes faites d'un noyau central de matière cartilagineuse et d'un manteau périphérique osseux.

5° La zone ossiforme : dans cette zone chronologiquement plus ancienne, les travées osseuses sont plus différenciées, la couche d'osséine étant plus épaisse et se calcifiant. Ces travées s'appliquent en dehors, sur la

face interne de l'extrémité supérieure de la corticale primaire périostique. Mais elles restent séparées de l'os périostique par une ligne hématéiphile dite ligne cémentique et ne prennent aucune part à la constitution de la diaphyse elle-même. A la partie inférieure de la zone ossiforme, ces travées enchondrales font l'objet d'une résorption ostéoclasique. L'os enchondral est ainsi totalement et progressivement résorbé laissant la place au canal médullaire.

c) *Ossification périostique diaphysaire*

Après la formation de la croûte osseuse périchondrale le périoste édifie successivement autour de la diaphyse des lamelles osseuses concentriques séparées par des espaces remplis de tissu conjonctif. Ces lamelles sont réunies par des ponts osseux transversaux. L'ensemble s'épaissit progressivement par suite de l'activité ostéogénique des cellules conjonctives contenues dans les lacunes de la corticale périostique primaire. Ces lacunes se rétrécissent et se réduisent à des fentes étroites dont la direction est transversale dans la région diaphysaire et progessivement oblique en dehors vers les régions épiphysaires. Chaque couche osseuse périostique nouvelle est plus longue que la précédente, ce qui entraîne l'allongement progressif de la diaphyse. Il s'ensuit que la corticale périostique primaire affecte à la coupe une forme de croissant à légère concavité externe.

En résumé. L'accroissement de la pièce osseuse en général et par voie de conséquence celui de la diaphyse, sont déterminés par l'allongement du modèle cartilagineux. Cet allongement lui-même est dû à l'activité des premières rangées de cellules cartilagineuses sériées qui forment du cartilage à mesure que les bourgeons vasculaires le détruisent au niveau de la ligne d'érosion. La continuité de la pièce osseuse est uniquement assurée

par l'étui d'os périostique primaire qui entoure le canal médullaire et enchâsse à ses deux extrémités l'os enchondral et le cartilage d'accroissement. L'os enchondral est un os uniquement intramédullaire. Il ne participe pas à la formation de la diaphyse et disparaît très précocement au fur et à mesure de sa formation.

d) *Ossification épiphysaire*

L'ossification primaire des épiphyses est en partie calquée sur le plan général de l'ossification primaire de la diaphyse. Mais elle est plus tardive et ne commence que lorsque le développement de l'os diaphysaire est déjà avancé. On y décrit les mêmes étapes : préossification, ossification enchondrale. Toutefois, l'ossification périostique n'apparaît pas encore à ce stade. De cette apparition de l'ossification épiphysaire enchondrale résulte la formation au centre de l'épiphyse d'une cavité irrégulière. Cette cavité est séparée de la diaphyse par une bande cartilagineuse qui se continue directement avec le cartilage d'accroissement. C'est à ce stade que l'ensemble de ces formations cartilagineuses prend le nom de cartilage de conjugaison.

Sur le reste de sa surface, la cavité médullaire épiphysaire est limitée par une ligne d'érosion plus ou moins sphérique, de part et d'autre de laquelle on observe les mêmes structures qu'au niveau du cartilage d'accroissement diaphysaire précédemment décrit.

• B) *La période d'ossification secondaire.*

a) *Ossification diaphysaire secondaire*

Elle apparaît avant l'achèvement de la croissance en longueur et en largeur de la pièce osseuse, vers le milieu de la diaphyse, au contact de la cavité médullaire. De là, elle progresse en dehors et vers les extrémités.

Des bourgeons vasculaires venus de la cavité médullaire pénètrent à l'intérieur de l'os diaphysaire, provoquant la formation de lacunes de Howship. Celles-ci se développent progressivement suivant le grand axe de la pièce osseuse. Contre leur paroi interne, des cellules conjonctives amenées par les vaisseaux vont bientôt se déposer. Cette margination cellulaire est suivie de l'élaboration d'une lamelle osseuse qui rétrécit en quelque sorte le diamètre initial de la lacune. A la surface interne de cette première lamelle, de nombreux ostéoblastes élaborent une nouvelle lamelle. Cette ostéogénèse progressive aboutit à la formation de couches osseuses concentriques disposées autour de canaux longitudinaux. Il se forme ainsi les classiques systèmes de Havers. Les canaux centraux ou canaux de Havers sont eux-mêmes reliés, de place en place, par des anastomoses transversales ou canaux de Volkman.

Ce remaniement de l'os diaphysaire primaire est progressif et se fait en plusieurs poussées, de telle sorte que les premières formations haversiennes sont remplacées par de nouvelles générations de système de Havers. Il persistera ainsi quelques plages d'os périostique primaire non remanié, ou système intermédiaire, ainsi que quelques travées d'os haversien primitivement formé, ou sys-systèmes intercalaires.

Le cartilage de conjugaison reste actif pendant toute cette période. Il continue à donner naissance à de nouvelles travées d'os enchondral intramédullaire. Il forme également de nouvelles couches cartilagineuses qui repoussent excentriquement les épiphyses.

Le périoste lui-même possède toujours une importante activité ostéogénique. Il donne naissance par sa face interne à de nouvelles lamelles osseuses qui provoquent l'accroissement en épaisseur de l'os. Ces nouvelles couches osseuses périostiques subissent rapidement les remaniements de l'haversification.

Le périoste s'allonge également à ses deux extrémités

au fur et à mesure que l'activité chondrogénique du cartilage de conjugaison repousse excentriquement les épiphyses. Le périoste ainsi continuellement prolongé donne naissance à de nouvelles travées d'os périostique qui assurent l'accroissement en longueur de la diaphyse.

A la fin de la période d'ossification secondaire, les remaniements de l'haversification et l'activité ostéogénique du périoste tendent à s'estomper. La couche la plus périphérique d'os diaphysaire reste inchangée, formant le système fondamental externe non haversifié.

D'autre part, des ostéoblastes venus de la cavité médullaire édifient une couche d'os compact non haversien appliquée directement sur le tissu haversien diaphysaire. Cette couche osseuse forme le système fondamental interne.

Le cartilage de conjugaison voit également son activité élaboratrice se réduire progressivement. A la fin de l'ossification secondaire, le cartilage de conjugaison devenu stérile sera progressivement ossifié et partiellement résorbé, de telle sorte que les cavités médullaires, diaphysaire et épiphysaire, communiqueront directement.

Les travées osseuses enchondrales formées à la fin de cette période persistent. Elles sont également remaniées par des processus d'ostéolyse et d'ostéogénèse dont la traduction finale sera l'élaboration d'un tissu osseux haversien spongieux orienté suivant les lignes de force de l'extrémité considérée.

La diaphyse se modèle progressivement, en même temps que se perfectionne son architecture. Du côté externe, le modelage de l'os se fait par apposition de lamelles d'os périostique plus ou moins nombreuses en certains endroits formant des crêtes ou des tubérosités. Certaines grosses tubérosités se forment en général par des points d'ossification distincts qui se comportent comme des points épiphysaires.

Par ailleurs, des portions d'os primaire en voie d'haversification peuvent être résorbées pour dessiner les

empreintes ou pour modeler les courbures. Ces remaniements constituent la « Variation modelante de Renaut ».

b) *Ossification secondaire épiphysaire*

Au cours de cette période, de l'os enchondral intramédullaire continue à se former sur lequel s'établissent les processus du remaniement haversien. Cet os spongieux haversion épiphysaire se continue directement avec l'os spongieux haversien métaphysaire.

Le périoste lui-même va s'accroître à la fin de l'ossification secondaire et va envelopper une large partie de l'épiphyse respectant seulement la portion distale du cartilage qui devient le cartilage articulaire. Le périoste élabore une couche d'os fibreux qui va assurer, par sa continuité avec l'os diaphysaire, la solidité de l'ensemble de la pièce osseuse. Cet os périostique épiphysaire subit les mêmes remaniements que le tissu diaphysaire.

En définitive, à la fin de l'ossification secondaire, la diaphyse est constituée essentiellement par un cylindre d'os haversien développé entièrement à partir d'un modèle osseux d'origine purement périostique : la virole périchondrale primitive.

Le cartilage de conjugaison n'intervient pas dans la formation de cette diaphyse. Il permet seulement la formation progressivement ascendante de la diaphyse par le périoste en repoussant excentriquement l'épiphyse correspondante. La majeure partie de l'os enchondral formée pendant cette période est destinée à disparaître entièrement.

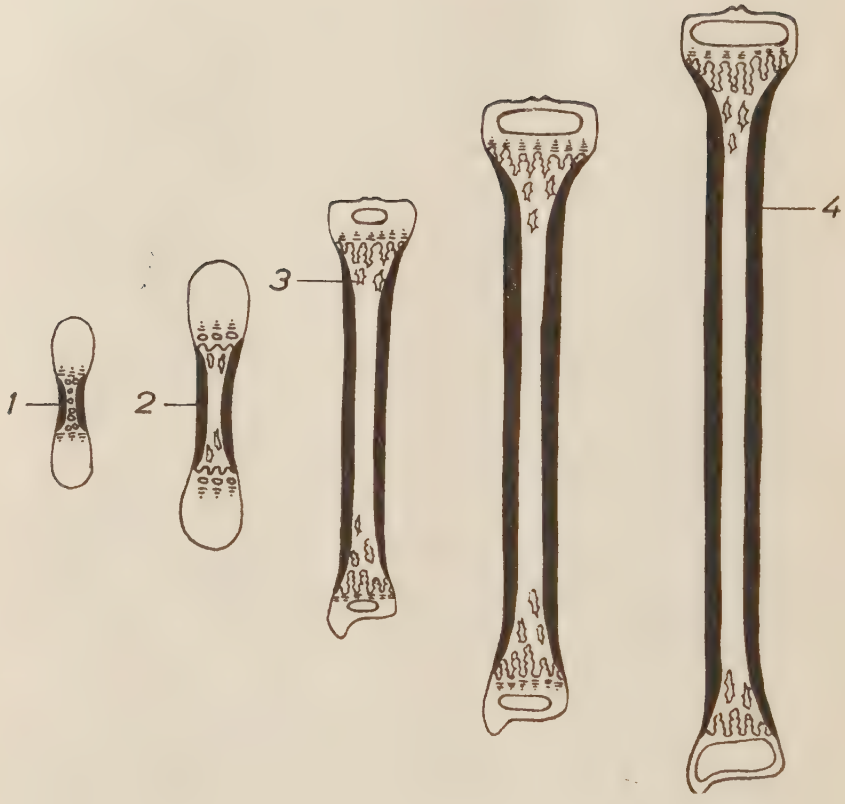


FIGURE 1.

Théorie classique re la croissance.

1. Virole primitive.
2. Accroissement de la virole primitive.
3. Travée enchondrale purement médullaire.
4. Diaphyse entièrement périostique.

II. Théorie de Policard

A l'inverse de la théorie classique, en se basant sur des arguments cliniques et sur des faits d'hitologie comparée. Policard attribue à l'activité ostéogénique du périoste le rôle primordial dans la croissance en longueur des os longs. La portion du périoste responsable de l'allongement des os longs, c'est-à-dire « l'appareil de croissance », correspond pour lui à « l'encoche d'ossification » déjà décrite par Ranvier (1873) et Vialleton (1911).

L'encoche d'ossification se localise au niveau de la région métaphysaire externe, en dehors du cartilage de conjugaison. C'est la zone de transition entre l'extrémité de la diaphyse périostique et le tissu cartilagineux de l'épiphyse. Suivant les espèces et les os considérés, cette extrémité osseuse diaphysaire s'enfonce plus ou moins dans le cartilage épiphysaire et y creuse une véritable encoche. Dans cette région, le périoste se continue par un faisceau de fibres collagènes qui pénètrent ensuite directement dans le cartilage épiphysaire. Elles y divergeraient en éventail et assureraient ainsi la cohésion entre épiphyse et diaphyse. Par ailleurs, la zone de l'encoche de l'ossification contient des cellules conjonctives jeunes de réserve dont l'activité ostéogénique permet l'allongement de la virole osseuse périchondrale qui repousserait en quelque sorte excentriquement l'épiphyse.

Pour Policard, non seulement le périoste assure ainsi l'édification de la corticale diaphysaire, mais encore, en repoussant l'épiphyse par la zone de l'encoche d'ossification, il assure l'allongement de la pièce osseuse en général. Le cartilage de conjugaison dès lors ne fait que suivre cette progression et assure l'édification momentanée de travées osseuses enchondrales intramédullaires qui sont détruites au fur et à mesure de leur

formation. Cet os enchondral ne servirait que de réserve calcique destinée en particulier à l'édification de l'os diaphysaire périostique.

Sur quels arguments se base POLICARD pour définir les parts respectives du cartilage de conjugaison et du périoste dans l'allongement des os?

A) *Arguments expérimentaux*

Si l'on détruit l'extrémité diaphysaire périostique au niveau du cartilage de conjugaison, on observe un arrêt de la croissance osseuse (HAAS, 1926 ; GATEWOOD et MULLEN, 1927). On sait cependant qu'un résultat identique est obtenu par l'exérèse du cartilage de conjugaison (OLLIER, 1867 ; SELYE, 1934 ; NUMMEMACHER, 1939). Mais, d'après POLICARD, ces expériences, qui tendraient à montrer le rôle essentiel du cartilage de conjugaison dans la croissance en longueur des os longs, sont sujettes à caution car elles lèsent en même temps que le cartilage de conjugaison le périoste qui l'entoure. Dans le même ordre d'idées, POLICARD considère que les modifications de la croissance observées après traumatisme, disjonction ou fracture du cartilage de conjugaison proviennent en réalité des lésions concomitantes de l'encoche d'ossification.

Ajoutons enfin que, d'après POLICARD, l'excès d'allongement des os consécutif au dépouillement expérimental du périoste ne viendrait pas infirmer sa théorie. En effet, d'après cet auteur, ces expériences laisseraient en place les zones d'encoche d'ossification et provoqueraient même leur irritation, expliquant ainsi l'exagération de croissance constatée expérimentalement.

B) *Arguments cliniques*

L'ostéochondrite de la syphilis congénitale atteint de façon élective le cartilage de conjugaison et s'accompagne d'une altération profonde de l'ostéogénèse enchon-

drale. Malgré cette lésion, la croissance n'est pas perturbée et Policard explique ce phénomène par la fait que la zone de l'encoche d'ossification est respectée par cette maladie.

Par contre, dans le rachitisme, où des lésions de la zone de l'encoche s'observent en même temps que des lésions du cartilage de conjugaison, on constate un raccourcissement des os.

C) *Arguments d'histologie comparée*

Le rôle préférentiel du périoste dans l'allongement des os serait également démontré par le fait que chez de nombreuses espèces animales le squelette est uniquement bâti par l'ostéogénèse périostique. Chez les poissons téléostéens ainsi, les os sont d'origine périostique et il n'y a pas de trace d'ossification enchondrale. Chez les Amphibiens urodèles, les os s'allongent uniquement par le jeu du périoste ; les Batraciens n'ont d'ailleurs pas d'ossification enchondrale semblable à celle des Mammifères. L'os enchondral qui peut s'observer chez certains, en particulier chez les Anoures, est un os purement médullaire qui joue un simple rôle de remplissage ne participant jamais à l'édification de la diaphyse.

Chez les Oiseaux, de même, l'accroissement en longueur des os semble être d'origine uniquement périostique. L'ossification enchondrale est encore uniquement intramédullaire et donne naissance à des travées de remplissage.

III. Théorie de Lacroix

On sait que Lacroix a consacré de nombreuses études aux problèmes de l'ossification et en particulier aux phénomènes d'induction qui se produisent entre le cartilage de conjugaison et le périoste. Sur le plan morpho-

logique, Lacroix a repris l'étude précise du développement des os longs, utilisant plus particulièrement comme type de description le deuxième métatarsien du Lapin et le tibia du Cobaye.

— *Les études morphologiques* de cet auteur concernent plus particulièrement les deux points suivants :

1° Si l'on observe l'ébauche du tibia aux environs de la naissance, on constate que la diaphyse est formée entièrement d'os périostique. Les travées enchondrales sont purement médullaires et n'entrent pas dans la constitution du tissu diaphysaire. Mais, rapidement, des ostéoclastes vont venir s'appliquer dans la portion subterminale de l'étui diaphysaire et vont séparer de la diaphyse proprement dite une mince lamelle d'os périostique. Cette lamelle correspond en réalité à une bague qui entoure la portion toute supérieure de la métaphyse. Elle constitue la virole périchondrale dont l'existence avait déjà été signalée par Ranvier (1873) et Vialleton (1911). La face interne de la virole est appliquée directement contre le flanc du cartilage de conjugaison et contre le bloc attenant d'os enchondral. La face externe est séparée du périoste par une couche de cellules conjonctives. Le bord épiphysaire est libre. Il correspond à l'extrémité épiphysaire de l'encoche d'ossification et entre en rapport avec son système fibrillaire et les cellules conjonctives jeunes. Le bord diaphysaire est également libre et le siège de résorption ostéoclasique.

L'apparition des ostéoclastes dans la région métaphysaire externe correspond à un besoin de modelage de l'os. En effet, la poussée cartilagineuse de croissance se fait suivant le diamètre du cartilage de conjugaison. Il faut par la suite que ce diamètre se réduise à celui de la diaphyse pour une augmentation correspondante en longueur de celle-ci. Cette réduction met en jeu un mécanisme de destruction ostéoclasique sous-périostée au niveau de la métaphyse.

2° L'isolement de la virole périchondrale correspond à la formation d'une solution de continuité dans la gaine osseuse périostique. En réalité, la cavité médullaire ne sera pas en contact direct avec le tissu fibreux conjonctif périmétaphysaire. La solution de continuité créée dans l'os périostique va permettre aux travées enchondrales jusqu'ici purement médullaires de se rapprocher de la périphérie et de venir buter contre la face interne du périoste. Ces travées enchondrales externes s'épaississent, se soudant plus ou moins les unes aux autres et prolongent ainsi l'étui diaphysaire périostique. Il existe donc à ce stade deux parties dans la diaphyse indépendamment de la virole périchondrale :

— une partie centrale périostique correspondant à l'accroissement de la virole primitive ;

— deux parties extrêmes d'origine enchondrale.

— *Ces descriptions montrent que, d'après Lacroix,* l'os enchondral participe à l'édification de la diaphyse des os longs. En fait, pour lui, cette participation est de caractère limité.

1° Du point de vue topographique, l'os enchondral ne s'observe que sur les parties terminales de la diaphyse. La majorité de celle-ci restant d'origine périostique.

2° Le caractère limité de la participation de l'os enchondral à l'édification de la diaphyse provient surtout du fait que, d'après cet auteur, cette portion enchondrale diaphysaire est d'existence très éphémère. En effet, l'os enchondral diaphysaire est rapidement rongé à sa face interne tandis que de l'os périostique vient s'apposer sur sa face externe. Les travées enchondrales deviennent de plus en plus centrales et finissent par disparaître complètement au seul profit de l'os périostique. C'est donc dans de l'os périostique compact que surviendront les remaniements caractéristiques de l'ossification secondaire.

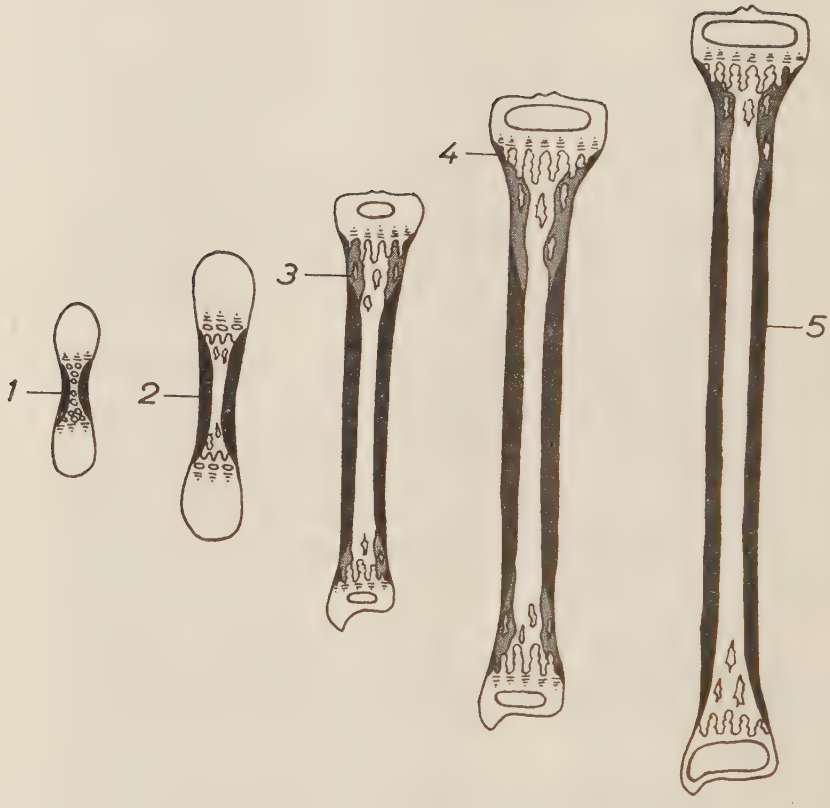


FIGURE 2.

Théorie de Lacroix.

1. Virole primitive.
2. Accroissement de la virole primitive.
3. Os enchondral diaphysaire.
4. Virole périchondrale de Lacroix.
5. Diaphyse presque exclusivement périostique.

Par ailleurs, Lacroix a insisté sur le caractère variable des processus d'ossification en fonction de l'os et de la région osseuse considérée :

— La virole osseuse est une formation histologique retrouvée à chaque extrémité de tous les os longs étudiés. Une seule exception, pour Lacroix, est constituée par l'extrémité supérieure du tibia au niveau de sa face antérieure où l'étui diaphysaire se continue directement avec l'épiphyse sans solution de continuité. Ce fait serait dû à la présence de la tubérosité tibiale antérieure ;

— Lacroix a également insisté sur les remaniements subits par la diaphyse au cours de l'ossification et nécessaires au modelage définitif de l'os. Lorsque les courbures se développent progressivement, certaines portions s'épaississent et d'autres disparaissent en partie. Ces remaniements aboutissent ainsi à l'édification en certains points de couches nouvelles d'os périostique alors que dans d'autres régions de l'os médullaire vient épaissir la diaphyse par sa face interne.

IV. Travaux récents

Des travaux plus récents que ceux exposés jusqu'ici devaient reprendre l'étude de l'ossification, mais en ajoutant aux descriptions morphologiques des données d'ordre histochimique et expérimental. En fait, l'emploi des isotopes radioactifs devait s'avérer fructueux et permettre une meilleure connaissance des processus histologiques de l'ossification.

Nous rapporterons d'abord les recherches ayant porté sur les isotopes radioactifs et plus particulièrement sur la fixation du phosphore radioactif dans les os longs en voie de croissance.

A) *Travaux de Leblond et ses collaborateurs*

On sait que de nombreux auteurs se sont attachés à l'étude de la répartition des phosphates dans le tissu osseux à l'aide du phosphore radioactif. Hevesy, Levi, Rebbe (1940), Locan (1940), Falkenheim, Neuman et Hodge (1947). Ces auteurs sont arrivés à la conclusion que l'os contient deux types de phosphate : une fraction labile en continuel échange avec les ions phosphates du sang et une fraction stable qui est fixée dans le squelette.

Leblond et ses collaborateurs (1950) devaient reprendre ces recherches en étudiant plus précisément la destinée du P 32 au cours de la croissance des os longs. Employant les techniques des autohistoradiogrammes, ces auteurs purent montrer que le phosphore se fixe électivement sur le cartilage hypertrophique calcifié. Ces images persistent assez longtemps pour que l'on puisse étudier leur évolution aux différentes phases de la croissance.

Leblond et ses collaborateurs ont étudié des Rats albinos mâles et femelles d'âges différents, qu'ils ont soumis à des perfusions de P 32 pendant vingt-quatre heures. Dans chaque groupe les os ont été prélevés deux jours, huit jours ou quinze jours après l'injection. La localisation du P 32 a été étudiée par autohistoradiographie :

— Après deux jours, on note la présence du P 32 au niveau du cartilage hypertrophique calcifié et dans les travées directrices de l'ossification enchondrale au niveau de la zone ostéoïde.

— Après huit jours, la concentration du P 32 a diminué dans la zone précédemment définie.

Par contre, on observe l'apparition d'un noircissement sous forme de spicules sombres dans la partie su-

périeure de la corticale diaphysaire des deux côtés. Ceci tend à prouver que l'os enchondral dont les inclusions cartilagineuses ont été marquées par le P 32 s'est incorporé à l'extrémité supérieure du fût diaphysaire.

— Si l'on sacrifie les animaux plus tardivement, on s'aperçoit qu'à mesure que croît la taille de l'os la zone des spicules radioactives tend à descendre dans la diaphyse. Malheureusement la radioactivité du P 32 ne durant pas longtemps, on ne peut suivre sa destinée que pendant un laps de temps relativement court.

Le P 32 se localise également au niveau de l'os périostique, l'autohistoradiogramme donnant des images en lamelles dans la partie moyenne de la diaphyse.

Ces recherches à l'aide du P 32 viennent en confirmation des travaux de Lacroix pour montrer que l'os enchondral participe à l'édification de la diaphyse. Lacroix lui-même (1958) devait étudier la répartition du P 32 et du C 45 dans les os longs en croissance. Cet auteur a retrouvé les images autohistoradiographiques des auteurs précédents et a montré le cheminement progressif de l'isotope depuis les travées médullaires jusqu'à la corticale diaphysaire.

Par ailleurs, en mesurant la largeur de la région métaphysaire sur des autohistoradiographies correspondant à des os prélevés successivement dans le temps, Lacroix a pu confirmer la réduction du diamètre métaphysaire à celui de la diaphyse entre deux stades de croissance. Lacroix, enfin, a pu prouver que l'ossification périostique se faisait par ostéogénèse lamellaire en couches successives de dedans en dehors.

Toutes ces études avec les isotopes radioactifs montrent que l'os enchondral participe effectivement à l'édification de la diaphyse. Ces expériences ne permettent pas de préciser en totalité l'importance de cette ossification enchondrale car elles sont limitées par la durée relativement courte des éléments marqués. Elles ne permettent pas de voir le devenir lointain de ces formations osseuses diaphysaires d'origine enchondrale.

B) *Travaux de Ham*

Ham a repris l'étude de l'ossification en étudiant des os d'âges différents après coloration usuelle et plus particulièrement après trichrome de Masson, c'est-à-dire après une coloration qui permet de distinguer la substance cartilagineuse de la substance osseuse.

Par ailleurs, Ham devait appuyer ses observations morphologiques sur les constatations des auteurs précédents concernant les autohistoradiogrammes.

Les recherches personnelles de Ham ont porté sur l'humérus et le fémur de Rat et, plus spécialement, sur les phalanges de Fœtus humain. D'après cet auteur, l'os diaphysaire est au tout début de l'ossification d'origine périostique. Plus tard, l'apparition du centre d'ossification épiphysaire va provoquer la formation du cartilage de conjugaison. C'est à partir de ce stade que l'ossification enchondrale diaphysaire va succéder à l'ossification périostique. Ham décrit, en effet, de façon précise la destinée des travées périphériques osseuses enchondrales. De la même façon que Lacroix, Ham voit ces travées se diriger vers le tissu fibro-conjonctif périchondral, se condenser les unes avec les autres et former ainsi un tissu compact d'origine enchondrale qui continue directement le fût diaphysaire primitif d'origine évidemment périostique.

On voit que les descriptions de Ham se rapprochent très sensiblement des observations de Lacroix. Ham cependant n'attache que peu d'importance à la virole périchondrale et ne la voit qu'au début de l'ossification. Il considère par contre que la participation de l'os enchondral à l'édification de la diaphyse est fondamentale. Cet auteur insiste notamment sur le fait que l'on retrouve des inclusions cartilagineuses assez bas dans la diaphyse chez l'animal à croissance déjà avancée. L'os d'origine enchondrale ne va donc pas constituer uni-

quement la corticale métaphysaire, mais constituer une partie notable de la diaphyse elle-même.

Le rôle du périoste, dans ces conditions, est de fournir d'abord la virole osseuse primaire, puis de participer à l'accroissement en épaisseur en ajoutant des lamelles osseuses qui viendront doubler l'os enchondral diaphysaire plus interne.

C) *Travaux de Godard et Hert*

Avec Godard et Hert, la théorie enchondrale de l'ossification diaphysaire va prendre son maximum de développement. D'après ces auteurs, en effet, c'est la majeure partie du fût diaphysaire qui reconnaît une origine enchondrale et non périostique.

Pour étudier plus précisément la part respective de l'os enchondral et de l'os périostique dans la diaphyse des os longs, Godard et Hert ont utilisé une propriété métachromatique de la substance cartilagineuse.

On sait, en effet, que le cartilage, en raison de sa nature mucopolysaccharidique, se comporte comme un élément métachromatique vis-à-vis de colorants tels que le violet de gentiane et le bleu de toluidine. Ces colorants font apparaître la substance fondamentale cartilagineuse avec une couleur violette intense. Cette coloration métachromatique intéresse non seulement le cartilage épiphysaire et le cartilage de conjugaison, mais elle permet également de mettre en évidence les vestiges cartilagineux que l'on trouve à l'intérieur des travées osseuses enchondrales. L'os enchondral peut donc se reconnaître par la présence de plages métachromatiques centrales, d'inclusions métachromatiques, qui persistent longtemps après la formation des travées osseuses. L'os périostique, inversement, apparaît toujours dépourvu d'inclusions métachromatiques. Ces considération montrent donc que par la métachromasie on peut

différencier de façon certaine l'os enchondral de l'os périostique.

Appliquant les colorations métachromatiques à des os longs en voie de croissance, Godard et Hert ont constaté que la diaphyse des os longs est en grande partie constituée d'os enchondral à inclusions métachromatiques.

L'os métachromatique apparaît dans les régions métaphysaires, se substituant en quelque sorte à l'extrémité du fût diaphysaire primaire d'origine périostique qui, d'après Godard, disparaît par suite de la mise en œuvre d'un processus complexe d'ostéoclasie et d'ostéolyse. En venant prolonger la virole périostique primaire, cet os enchondral métaphysaire va assurer l'allongement de la diaphyse. Si l'on se rapproche progressivement de la partie centrale de l'os, on constate que la diaphyse d'origine enchondrale vient buter directement sur la virole périostique primaire. La ligne de séparation constitue la ligne cémentique.

La virole périostique primaire est donc limitée à ses deux extrémités par deux lignes cémentiques. L'une d'elles correspond, d'après de nombreux auteurs, au canal de l'artère nourricière. L'étendue relative de l'os enchondral à l'intérieur de la diaphyse est variable suivant les os considérés.

Godard considère que d'une manière générale le tiers central de l'os est d'origine périostique ; les deux tiers distaux étant d'origine enchondrale. En fait, la diaphyse périostique primaire ne se situe pas au centre même de l'os, mais plus ou moins excentrée suivant l'activité relative des deux cartilages d'accroissement. Elle est plus éloignée de l'épiphyse du côté où le cartilage est fertile. Ce qui revient à dire qu'à partir du moment où l'ossification enchondrale a, seule, assuré la croissance de la diaphyse, le côté fertile a fourni plus d'os enchondral diaphsysaire que l'autre.

Hert a étudié en détail l'ossification enchondrale de croissance des os humains en utilisant des radiographies à l'aide de repères métalliques permettant la mesure de la longueur des différentes portions diaphysaires. Les résultats sont reproduits dans le tableau n° 1. On voit que, pour Hert, le rapport entre la portion périostique et la portion enchondrale dans l'édification de la diaphyse est, dans l'ensemble, de 1 sur 4 environ. Ces observations vont donc totalement à l'encontre des données classiques. De plus, pour cet auteur, cet os persiste jusqu'au remaniement de l'ossification secondaire. A partir de cette période, l'os diaphysaire d'origine enchondrale prendra progressivement une structure haversienne.

TABLEAU N° 1

Répartition des tissus osseux d'origine enchondrale et périostique dans la diaphyse des os longs chez l'Homme en voie de croissance.

(D'après Hert, 1959.)

Os	Ossification enchondrale	Ossification périostique
Humérus	77,27 %	22,73 %
Radius	76,23 %	23,77 %
Fémur	75,00 %	25,00 %
Tibia	80,00 %	20,00 %

Pour Godard, l'os enchondral diaphysaire jouerait, par ailleurs, un autre rôle : les inclusions métachromatiques constitueraient de véritables centres d'activation qui dirigeraient la croissance interstitielle de la diaphyse. Il existerait en effet, pour Godard, une croissance interstitielle de l'os, et cette croissance s'effectuerait au sein du tissu osseux enchondral sous l'influence proba-

ble des inclusions cartilagineuses. Cette croissance interstitielle expliquerait l'augmentation de distance entre les centres métachromatiques que l'on constate au fur et à mesure que l'on s'éloigne du cartilage de conjugaison.

Ajoutons enfin que, toujours d'après GODARD, la persistance des inclusions métachromatiques serait sous la dépendance de l'hormone somatotrope hypophysaire, cet auteur ayant pu constater leur disparition chez le rat hypophysectomisé.

En résumé, d'après GODARD et HERT, l'ossification enchondrale jouerait donc un rôle très important dans la formation de l'os diaphysaire et donc dans la croissance en longueur des os ; l'activité du périoste se bornant essentiellement à l'établissement de la virole osseuse primaire.

En conclusion, le problème de l'ostéogénèse diaphysaire des os longs au cours de la croissance ne peut être considéré comme résolu car les parts respectives de l'os enchondral et de l'os périostique à l'édification de la diaphyse sont l'objet d'interprétations variées.

Pour les auteurs classiques, l'os enchondral est un os médullaire éphémère qui ne participe pas à l'édification de la diaphyse elle-même. Cette opinion classique est encore admise par de nombreux auteurs et exprimée dans de nombreux traités, même récents.

La participation de l'os enchondral à l'édification de la diaphyse est d'abord démontrée par LACROIX, mais cette participation reste pour lui limitée dans l'espace à la métaphyse et limitée dans le temps puisque cet os d'origine enchondrale est destiné à disparaître rapidement au profit de l'os périostique.

Avec HAM et plus encore GODARD et HERT, une plus grande participation de l'os enchondral à l'édification de la diaphyse est reconnue. On en arrive ainsi à la

notion qu'une grande partie de la diaphyse de croissance des os longs est entièrement d'origine enchondrale et non d'origine périostique.

Ces théories les plus récentes de l'ossification ne peuvent cependant être admises sans aucune réserve. En effet, les descriptions des auteurs modernes semblent ne plus tenir compte, pratiquement, de l'ossification périostique en dehors de la constitution de la virole primitive. Et surtout ces théories aboutissent à une conception trop schématique des processus d'ossification au cours de la croissance, négligeant le fait que les diverses pièces osseuses du squelette doivent, à travers leur polymorphisme morphologique, présenter entre elles des différences plus ou moins notables dans leur mécanisme de développement.

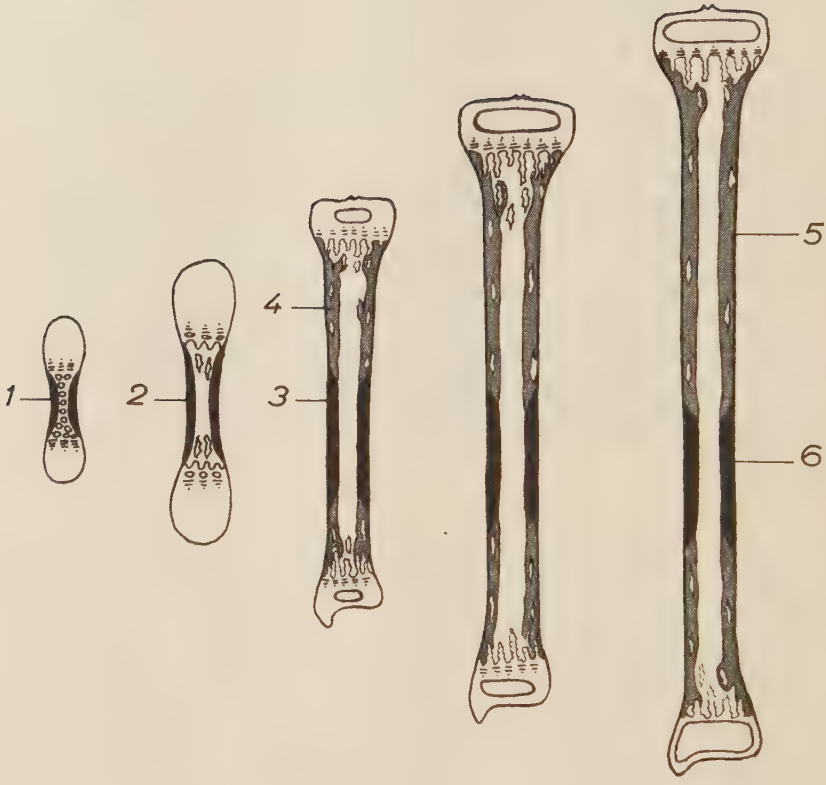


FIGURE 3.

Théorie moderne.

1. Virole périchondrale.
2. Accroissement de la virole périchondrale.
3. Os périostique central représentant la virole primitive qui a cessé de croître.
4. Os enchondral diaphysaire d'allongement.
5. Diaphyse presque entièrement enchondrale.
6. Diaphyse périostique centrale.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

I. Matériel

Les prélèvements ont été effectués sur des animaux d'âges variables, appartenant à différentes espèces, et plus précisément à des espèces de laboratoires. Le détail du matériel utilisé est exposé dans le tableau n° 2.

II. Technique

Les os ont été prélevés dès le sacrifice de l'animal. Fixation au liquide de Dubosc-Brazil, ou de Bouin-Hollande, ou au formol à 10 p. 100. Décalcification dans la solution suivante : (HCOOH 100 cc, NO3H 10 cc, HCL 5 cc, ED qsp 1 000 cc). Après inclusion à la paraffine, les os ont été coupés en coupes frontales sagittales et transversales sériées. Les coupes frontales font apparaître deux corticales que nous désignerons sous les termes de face interne et face externe, bien qu'il puisse s'agir de bords. De même, les coupes sagittales feront apparaître deux corticales que nous désignerons sous les termes de face antérieure et face postérieure pour la commodité de l'exposé des résultats. Les colorations utilisées ont été des colorations usuelles, type hémalin éosine ou trichrome de Masson. La mise en évidence de la métachromasie a été effectuée par coloration au

TABLEAU N° 2 *Matériel d'étude*

Espèces	*Nombre de Spécim.*	*Age Poids en g.*	*Sexe*	*OS ETUDIES*						
				Hum.	Cub.	Rad.	Fém.	Tib.	Mét.	Pha
SOURIS (Var. Swiss)	2	Fœtus		+	+		+	+	+	
	2	N-né	♂	+			+	+		
	2	3-6	♀ ♂					+		
	2	8-9	♂ ♂					+		
	2	15-19	♀ ♂	+		+		+		
	2	20-23	♂ ♂				+	+		
	2	25-31	♂ ♀			+	+	+		
	2	35-39	♀ ♀	+				+	+	+
	2	40	♂					+		
	1	42	♂	+	+	+	+	+	+	+
RAT (Var. Wistar et souche CNRS)	5	Fœtus		+	+	+	+	+	+	+
	2	N-né	♀ ♂	+	+		+	+	+	+
	1	10	♂	+		+	+	+		
	1	78	♀	+	+	+	+	+		
	1	125	♀	+	+		+	+	+	
	1	350	♂	+				+		+
	1	365	♂		+	+	+		+	
COBAYE	2	N-né	♀ ♀	+	+	+	+	+	+	+
	1	80	♂	+			+	+		
	1	130	♂		+	+	+	+	+	+
	1	185	♀	+			+	+		
	1	209	♂	+	+		+	+		
	1	250	♀	+	+	+	+	+	+	+
	1	285	♀	+				+		
	1	435	♂	+		+	+	+	+	
	1	570	♂		+		+			+
	1	650	♀	+		+		+	+	
LAPIN	1	125	♀	+	+	+	+	+	+	+
	1	1500	♂	+	+	+	+	+	+	+
CHAT	1	105	♂	+	+			+	+	
	1	130	♂		+	+	+			+
	1	280	♀	+				+	+	
	1	1600	♀	+	+	+	+	+	+	+
TRIT. Marmor.	3		♂	+			+	+		
GRENOUILLE	2		♂	+			+	+		+
POULE	2	N-né	♂	+			+	+		
	1	600	♀	+			+	+		
	1	1650	♀	+			+	+	+	

bleu de toluidine à 2 p. 1 000 avec. dans la plupart des cas, coloration de fond au vert lumière à 1 p. 1 000. Enfin, la réaction au PAS de MacManus a été utilisée.

Les os ont été étudiés du point de vue morphologique. L'étude histométrique comportant plus particulièrement l'étude de chaque portion osseuse, a été partiquée au microscope à projection (lanamètre de Reichert).

RÉSULTATS

Nous rapporterons nos observations sur la croissance des os longs en prenant pour type de description le tibia de Rat, en étudiant cette pièce osseuse à différents âges, c'est-à-dire à différents stades de l'ostéogénèse de croissance.

Nous étudierons schématiquement les six stades suivants :

— chez le fœtus,
— au moment de la naissance,
— chez le nouveau-né âgé de quelques jours,
— au moment de la puberté,
— chez l'adulte en pleine croissance,
— chez l'adulte en fin de croissance.

Nous exposerons d'abord nos observations de façon analytique, le tibia étant examiné non seulement suivant le mode habituel, c'est-à-dire en coupe frontale, mais également en coupe sagittale. Nous verrons en effet qu'il est indispensable d'étudier les os longs en voie de croissance suivant ces deux plans de coupe, en raison des variations topographiques notables du mécanisme de l'ossification au niveau d'une même pièce osseuse.

Après l'exposé de nos observations sur l'ossification du tibia de Rat, nous comparerons ces résultats avec ceux obtenus par l'étude des autres pièces squelettiques longues, chez le Rat d'abord, chez d'autres espèces animales ensuite.

I. Tibia de rat

1) *Chez le fœtus*

a) *Fœtus de dix jours.*

Le tibia se présente sous l'aspect d'une plage cartilagineuse hyaline homogène, fortement métachromatique. Cette plage est entourée de cellules conjonctives jeunes, indifférenciées, avec de rares fibres conjonctives. Cette structure apparaît quelle que soit l'incidence de la coupe.

b) *Fœtus de vingt jours.*

Au centre de l'ébauche cartilagineuse on constate la présence de cellules hypertrophiques séparées de minces cloisons métachromatiques, dont les plus médianes sont partiellement détruites.

Le centre de la figure forme une zone plus claire contenant des débris cartilagineux métachromatiques, des éléments conjonctifs jeunes et des éléments de la lignée hématopoïétique jeunes, en rapport avec la pénétration de petites formations vasculaires dans le centre de l'ébauche. Sur les côtés, en regard de cette portion centrale de l'ébauche cartilagineuse, les cellules conjonctivse périchondrales présentent une différenciation ostéoblastique. Elles sont entourées d'une substance fondamentale pré-osseuse qui forme de chaque côté une mince lamelle irrégulière. Ailleurs, le tissu périchondral garde son caractère conjonctif jeune homogène.

c) *Fœtus près du terme.*

L'aspect de l'ébauche osseuse est déjà plus caractéristique de l'os long en croissance. Les deux épiphyses sont entièrement constituées par du cartilage hyalin. A la limite de chaque épiphyse et de la diaphyse, dans cette portion qui s'évase progressivement et qui correspondra à la métaphyse, le cartilage hyalin s'est modifié

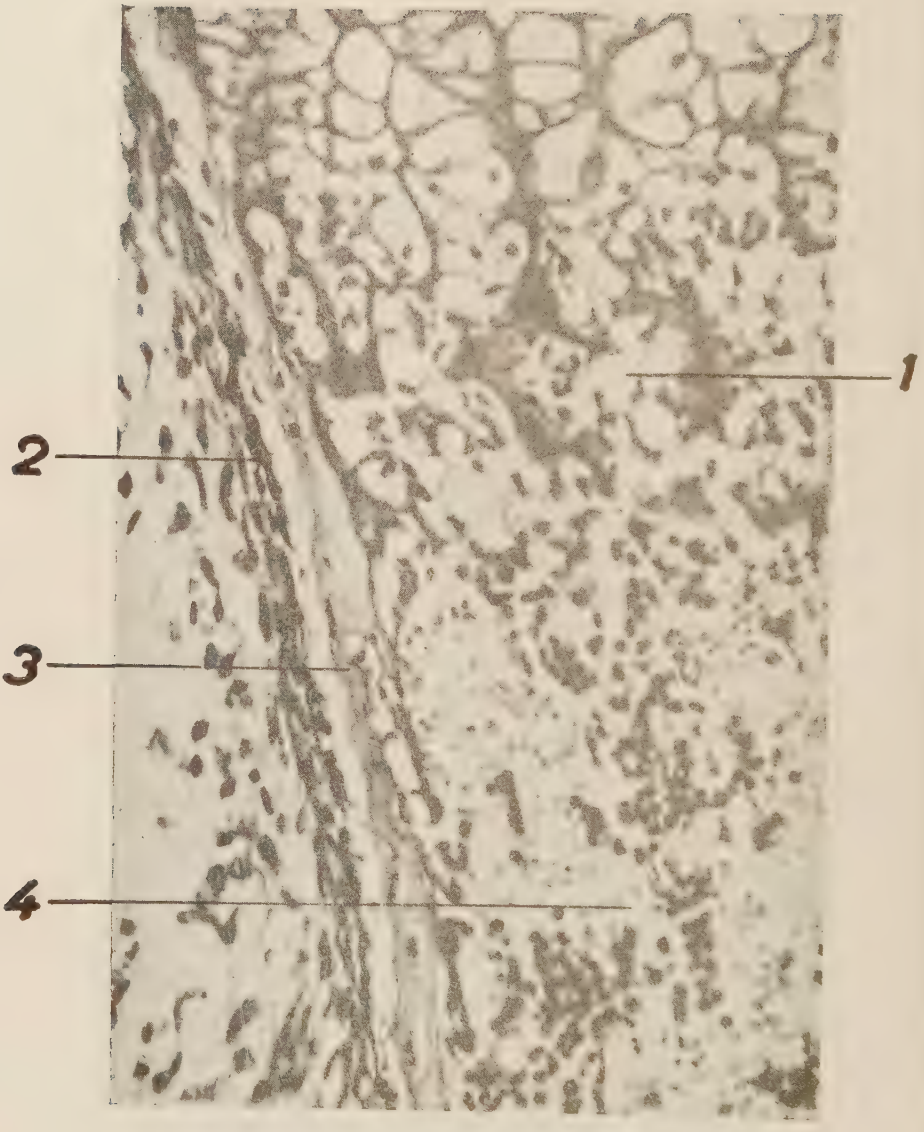


FIGURE 4.

Rat - fœtus (Tibia).

1. Ligne d'érosion.
2. Périoste.
3. Virole périostique primaire constituant la diaphyse.
4. Cavité médullaire dépourvue à ce stade de travée osseuse enchondrale.

et présente la structure caractéristique du futur cartilage de conjugaison. On retrouve donc, en partant de l'épiphyse vers la diaphyse : la couche de cartilage hyalin, puis le cartilage sérié, à groupements isogéniques axiaux dirigés suivant le grand axe de l'os. Le cartilage hypertrophique lui fait suite, puis le cartilage hypertrophique calcifié, la zone d'érosion, les zones ostéoïde et ossiforme enfin.

La ligne d'érosion traduit la limite de la pénétration vasculaire dans l'ébauche osseuse ; au-dessous d'elle, les vestiges du cartilage hypertrophique servent de travées directrices à l'ossification enchondrale.

Ce stade est donc caractérisé par l'apparition de minces travées enchondrales osseuses. Chacune comporte une plage centrale fortement métachromatique, correspondant aux vestiges de leur travée directrice, et une partie périphérique faite de substance osseuse, d'ostéoblastes et d'ostéocytes. Il convient d'insister sur le fait que ces travées sont purement intramédullaires et ne contractent aucun rapport avec la diaphyse elle-même.

Celle-ci est formée par une mince lamelle osseuse qui borde en dehors toute la cavité médullaire. Cette lamelle est en contact direct avec la gaine conjonctive périchondrale. Elle provient plus précisément de l'activité ostéogénique de la partie interne de cette gaine.

Ce fût diaphysaire correspond à la virole osseuse périostique primaire qui s'est aggrandie. Le périchondre prend le nom de périoste à partir de ce stade. Cet os périostique primaire est aréolaire, de larges ponts de substance osseuse limitant des lacunes dans lesquelles on retrouve des éléments cellulaires conjonctifs médullaires. Les travées osseuses ont tendance à s'épaissir par margination d'ostéoblastes provenant de la transformation de ces cellules conjonctives médullaires. Cet os périostique primaire ne contient aucune inclusion métachromatique.

Toutes les structures que nous venons de décrire se retrouvent à la fois sur les coupes frontales et sur les coupes sagittales.

2) *Animal au moment de la naissance*

Le tibia présente le même aspect qu'au stade décrit précédemment. Le fût cortical diaphysaire périostique primaire s'est allongé. Ses extrémités supérieure et inférieure sont plus minces et plus effilées que sur les coupes précédentes, surtout en regard de la partie externe des cartilages d'accroissement. Le tissu conjonctif périostique et périchondral est plus différencié. Il contient plus de fibres conjonctives et moins d'éléments cellulaires, surtout dans sa couche externe. La cavité médullaire s'est allongée. Le même aspect se retrouve sur les coupes sagittales.

3) *Tibia de Rat âgé de quatre jours, pesant dix grammes.*

C'est à partir de ce stade que l'aspect change suivant l'incidence de la coupe. Ces variations sont évidentes quand on compare les coupes frontales et les coupes sagittales. Nous envisagerons donc, pour tous les stades, les deux aspects caractéristiques.

a) *Coupes frontales.*

Les deux épiphyses sont constituées par du cartilage hyalin homogène. Cependant, à leurs parties centrales, on constate l'existence de cellules hypertrophiques à substance fondamentale calcifiée. Cet aspect paraît plus important pour l'épiphyse supérieure.

Les cartilages d'accroissements présentent leur disposition caractéristique en couches successives.

Du côté diaphysaire les travées directrices cartilagineuses sont entourées de substance osseuse au niveau de

la zone ossiforme. Les travées enchondrales osseuses intramédullaires ainsi formées sont nombreuses dans la région supérieure de la diaphyse. Mais tendent à diminuer et à disparaître à mesure qu'on se rapproche du centre de celle-ci.

A ce stade, des ostéoclastes d'origine médullaire viennent sur le plan de la zone ossiforme s'appliquer contre la région subterminale du fût diaphysaire périostique primaire. Sous leur influence, une solution de continuité se crée dans la partie supérieure effilée de la corticale diaphysaire, de telle sorte que l'on pourra distinguer trois portions distinctes pour chaque région métaphysaire :

— En haut, en regard de la face externe du cartilage d'accroissement, dans la zone terminale de la gaine périostique qui forme la classique « encoche d'ossification », une mince lamelle osseuse s'est isolée et forme la partie interne de cette encoche d'ossification. C'est la virole périchondrale de Lacroix. Cette virole répond en dedans à la face interne du cartilage d'accroissement depuis les premières rangées de cellules sériées, jusqu'à la ligne d'érosion environ. Sa face externe répond aux éléments fibro-conjonctifs de l'encoche d'ossification de l'extrémité périostique.

— Au-dessous de la virole périchondrale, la corticale métaphysaire osseuse est interrompue et n'est plus représentée que par la gaine conjonctivo-périostique. En fait, cette portion intermédiaire se trouve partiellement comblée par les travées osseuses enchondrales les plus périphériques de la zone ossiforme. Ces travées, en effet, viennent buter directement contre la face interne du tissu conjonctif périmétaphysaire tout en conservant leur direction longitudinale primitive. Au-dessous de la zone ossiforme, ces travées s'épaississent, s'anastomosent, et constituent un tissu plus ou moins compact qui va continuer le fût diaphysaire périostique

primaire. Cette portion corticale métaphysaire, d'origine enchondrale, est très riche en inclusions métachromatiques. Les processus ostéogéniques qui ont présidé à l'épaississement progressif des travées osseuses, se sont produit sous l'influence d'ostéoblastes provenant soit de la cavité médullaire, soit des couches les plus profondes du tissu conjonctif périmétaphysaire avoisinant.

La zone métaphysaire enchondrale est plus longue au niveau de l'extrémité supérieure qu'au niveau de l'extrémité inférieure.

— L'extrémité de la diaphyse périostique primaire fait suite à cette région métaphysaire.

b) *Coupes sagittales.*

Face postérieure. La partie supérieure présente le même aspect que sur les coupes frontales. Par contre, dans la région métaphysaire inférieure, la corticale périostique ne présente pas de solution de continuité et se termine au niveau des premières rangées de cellules sériées du cartilage de conjugaison distal comme dans les stades précédents.

Face antérieure. Contrairement à ce que l'on constate au niveau de la face postérieure, c'est ici la métaphyse supérieure qui présente l'aspect décrit au stade précédent la naissance. Par contre, au niveau de la métaphyse inférieure, on constate l'existence d'une solution de continuité dans la corticale périostique avec

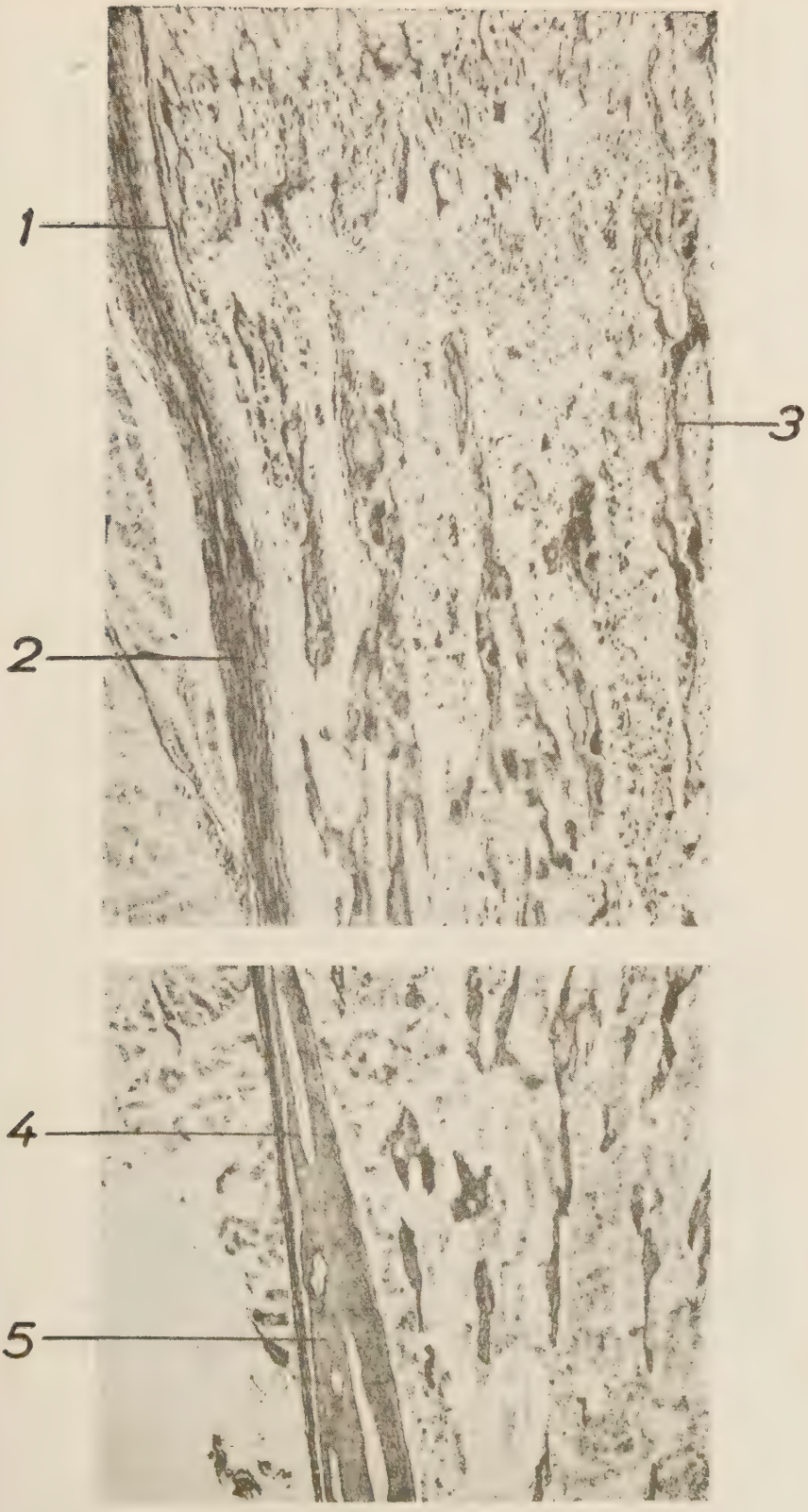
FIGURE 5. →

Rat de quatre jours (*Tibia*).

En haut : région métaphysaire.

En bas : région diaphysaire.

1. Virole osseuse périchondrale de Lacroix.
2. Gaine fibreuse périostique métaphysaire.
3. Travée osseuse enchondrale.
4. Périoste diaphysaire.
5. Os diaphysaire périostique primaire.


1
2
3
4
5

isolement de la virole périchondrale et affleurement sous-périosté des travées enchondrales métaphysaires.

4) *Tibia de Rat de soixante-cinq jours, pesant trente-huit grammes.*

a) *Coupes frontales*

A ce stade, on retrouve, de haut en bas :

— La virole périchondrale en regard de la face périphérique du cartilage de conjugaison proximal. La zone de l'encoche d'ossification paraît plus différenciée en éléments fibrillaires orientés suivant les futurs axes ligamentaires et plus pauvres en cellules conjonctives jeunes.

— Une portion intermédiaire métaphysaire, correspondant aux parties périphériques des zones ostéoïdes et ossiformes, au niveau de laquelle les travées enchondrales viennent buter directement contre le tissu conjonctif périmétaphysaire. Les travées les plus externes sont entourées de cellules ostéoblastiques d'origine médullaire et sous-périostée. Il existe également de nombreux ostéoclastes sous-périostés à la partie inférieure de cette zone.

— Les travées enchondrales, les plus externes de la partie inférieure de la zone ossiforme, en se soudant les unes aux autres, constituent un tissu compact, cortical, dont l'étendue s'est considérablement accrue par rapport au stade antérieur. Cela revient à dire que l'on peut observer à ce stade de nombreuses inclusions métachromatiques sur une portion étendue du fût diaphysaire.

Au-dessous, les inclusions métachromatiques disparaissent complètement au niveau de la corticale osseuse périostique primaire centrale. La limite entre ces deux parties constitue une « ligne cémentique ». Elle est oblique en bas et en dedans. Au-dessous de la portion diaphysaire périostique on retrouve une portion diaphysaire enchondrale formant la partie inférieure du tibia.

Elle est moins étendue que la portion supérieure. Elle est séparée de la partie inférieure de la portion périostique primaire centrale par une ligne cémentique oblique en haut et en dedans. La région métaphyso-épiphysaire inférieure a la même structure que la région supérieure.

En résumé, nous voyons que chez l'animal, aux environs de la puberté, existe une double structure du fût diaphysaire qui, sur les coupes frontales, est constitué de deux tissus osseux d'origine différente :

— la portion centrale reste constituée par le tissu périostique primaire dépourvu d'inclusions métachromatiques et provenant de l'accroissement de la virole périchondrale primitive ;

— les portions distales, par contre, sont néoformées à partir de travées enchondrales des zones ossiformes et, de ce fait, présentent de nombreuses inclusions métachromatiques.

b) *Coupes sagittales.*

On observe de nouveau les mêmes images que sur les coupes sagittales du stade précédent.

— Au niveau de la face postérieure on trouve, en effet, de haut en bas :

— une virole osseuse périchondrale ;

— au-dessous, la corticale métaphysaire est toujours formée par les travées enchondrales externes de la zone ossiforme. Ces travées s'anastomosent et s'épaississent à la partie inférieure pour former la corticale diaphysaire supérieure enchondrale contenant de nombreuses inclusions métachromatiques ;

— la ligne cémentique supérieure sépare cette portion diaphysaire enchondrale de la portion diaphysaire périostique primaire, dépourvue de toute inclusion métachromatique. Mais, contrairement à l'aspect décrit sur les coupes frontales, cette corticale périostique s'étend jusqu'au cartilage de conjugaison inférieur.

La face métaphysaire est plane à ce niveau. Il n'existe pas de solution de continuité dans la corticale périostique qui se termine en regard des premières rangées de cellules sériées du cartilage de conjugaison distal. Il n'y a pas à proprement parler de virole périchondrale.

— Au niveau de la face antérieure, et dans la partie supérieure de celle-ci, on retrouve l'aspect décrit pour la portion inférieure de la face postérieure. La face métaphysaire est également plane et même légèrement convexe. La corticale périostique s'étend sans interruption depuis les premières rangées de cellules sériées du cartilage de conjugaison proximal jusqu'à la ligne cémentique inférieure. Une portion diaphysaire enchondrale inférieure lui fait suite. Elle contient des inclusions métachromatiques. La région métaphysaire inférieure, de forme évasée sur cette face, présente l'aspect caractéristique avec travées enchondrales sous-périostées et virole périchondrale individualisée.

c) *Gaine conjonctive.*

On peut, à ce stade, décrire deux aspects de la gaine conjonctive périostique :

— Un premier aspect correspond au périoste en activité ostéogénique avec ses deux couches bien différenciées, externe fibreuse, interne riche en éléments cellulaires jeunes ;

— Un second aspect correspond au périoste dénué d'activité ostéogénique. Il ne présente alors qu'une seule couche mince fibreuse, avec de très rares éléments cellulaires. Il existe une relation d'ensemble entre les deux aspects et la nature de la corticale osseuse correspondante.

Plus précisément, l'aspect d'activité ostéogénique du périoste correspond aux portions corticales sans inclusion métachromatique. Au niveau des portions contenant

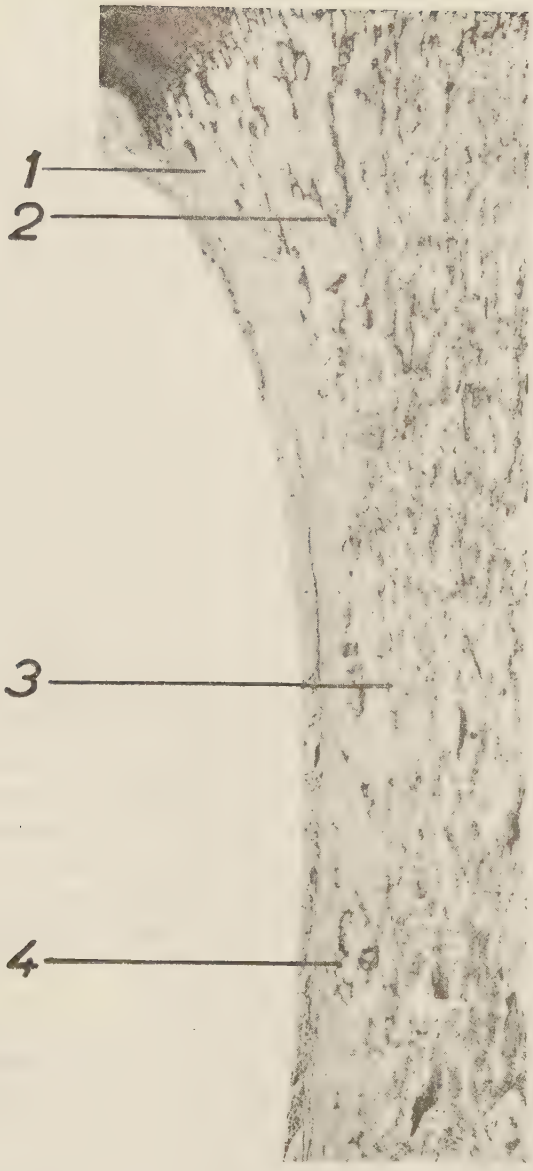


FIGURE 6.

Rat adulte en voie de croissance (Tibia).

1. Absence de virole périchondrale de Lacroix.
2. Travée osseuse enchondrale venant buter sur la gaine fibreuse périostique métaphysaire.
3. Travée osseuse enchondrale en continuité directe avec la corticale diaphysaire.
4. Corticale diaphysaire contenant de nombreuses inclusions métachromatiques identiques à celles observées dans les travées enchondrales médullaires.

de nombreuses inclusions métachromatiques, le périoste, en règle générale, ne comprend qu'une seule couche fibreuse. Cet aspect de périoste inactif s'objective en particulier dans la région métaphysaire où la virole périchondrale peut déjà, à ce stade, avoir disparu, comme le montre la figure 6.

Mais cette règle n'est pas formelle, et à certaines portions enchondrales peuvent correspondre des images de périoste actif en relation principalement avec les processus d'accroissement en largeur de l'os.

5) *Tibia de Rat de quinze mois, pesant deux cent vingt-cinq grammes.*

a) *Coupes frontales.*

L'extrémité supérieure est presque complètement ossifiée. Elle est séparée de la diaphyse par le cartilage de conjugaison proximal. Ce dernier ne présente plus le cartilage hyalin. Les groupes sériés sont moins nombreux et comprennent de trois à cinq cellules au maximum. Au-dessous, on retrouve une portion métaphysaire identique à celle décrite dans les stades antérieurs. Un fût diaphysaire d'origine enchondrale, contenant des inclusions métachromatiques, lui fait suite. Cette portion de

---

FIGURE 7. →

Rat adulte en voie de croissance.
Extrémité supérieure de Tibia examinée en coupe sagittale.)

1. Corticales métaphysaire postérieure évasée. Présence d'inclusions métachromatiques.
2. Continuité des travées osseuses enchondrales avec la corticale diaphysaire.
3. Corticale diaphysaire d'origine enchondrale à inclusions métachromatiques.
4. Corticale métaphysaire antérieure plane. Absence d'inclusion métachromatique.
5. Absence de continuité de la corticale diaphysaire avec les travées osseuses enchondrales médullaires.
6. Corticale diaphysaire d'origine périostique dépourvue d'inclusions métachromatiques.

1
2
3
4
5
6

la diaphyse d'origine enchondrale s'est allongée. Son extrémité inférieure est plus oblique qu'au stade précédent, la terminaison en biseau s'étant effilée.

La portion diaphysaire sous-jacente, d'origine périostique, présente une extrémité en biseau inversé par rapport aux précédentes. Ces deux biseaux en contact constituent un segment diaphysaire de structure mixte. Ils comportent donc une partie externe d'origine périostique et une partie interne d'origine enchondrale.

Au-dessous, le fût diaphysaire est d'origine uniquement périostique. Il se termine vers l'extrémité inférieure de l'os de nouveau sous forme de biseau très effilé, doublé en dedans par un biseau d'origine enchondrale.

La portion enchondrale diaphysaire inférieure lui fait suite. Le cartilage de conjugaison distal ne présente cependant plus de caractère fonctionnel à ce stade.

b) *Coupes sagittales.*

On retrouve les mêmes différences que sur les coupes sagittales précédentes. Seules les dimensions respectives de chaque portion osseuse sont modifiées. Au niveau de la face postérieure, la portion enchondrale supérieure s'est allongée, ainsi que la portion périostique qui lui fait suite et qui constitue le reste de la diaphyse. Cette portion périostique s'est allongée vers la partie inférieure. La portion intermédiaire mixte est identique à celle du stade précédent.

Au niveau de la face antérieure, la portion supérieure périostique s'est également allongée, ainsi que la portion enchondrale inférieure.

c) *Formations conjonctives.*

Les formations périostiques et périchondrales conjonctives sont totalement différenciées, donnant nais-

sance ainsi aux formations tendineuses et ligamentaires annexées à l'os.

Plus précisément, dans la région métaphysaire, le tissu conjonctif qui constituait l'encoche d'ossification et qui correspondait donc à l'extrémité de la gaine périostique, se différencie de plus en plus en tissu fibreux dense. Ce tissu représente la zone d'insertion de la capsule articulaire et des ligaments sur la pièce osseuse.

Au niveau de la diaphyse, la dualité d'aspect du périoste se retrouve comme au stade précédent. Mais, au niveau où un périoste de type ostéogénique correspondait à une portion diaphysaire d'origine enchondrale, on peut voir une couche osseuse, plus ou moins épaisse, dépourvue d'inclusion métachromatique, constituée de lamelles accolées en nombre variable, venir doubler en dehors cette portion diaphysaire enchondrale.

Par contre, au niveau où le périoste est mince et d'aspect fibreux, les inclusions métachromatiques affleurent celui-ci, signant l'origine uniquement enchondrale de la portion diaphysaire correspondante.

6) *Tibia de Rat de vinq-cinq mois, pesant trois cent cinquante grammes.*

a) *Cartilage de conjugaison.*

On sait que dans la variété « Wistar » de rat étudié ici, les cartilages de conjugaison persistent. Mais, à ce stade, leur activité a pratiquement cessé.

b) *L'ostéogénèse enchondrale* s'arrête aussi à ce stade.

Mais, par rapport au stade pércédent, la portion diaphysaire supérieure enchondrale contenant des inclusions métachromatiques s'est encore allongée. Par contre, la portion diaphysaire enchondrale inférieure ne s'est pas allongée, mais présente une modification partielle de structure.

c) *La corticale diaphysaire périostique.*

Compte tenu des variations individuelles, elle reste sensiblement égale en longueur à celles des stades précédents. La portion mixte inférieure est plus longue qu'au stade précédent. Le périoste, en effet, a élaboré de nouvelles travées osseuses qui ont élargi l'os, principalement à la partie inférieure où les lamelles périostiques recouvrent la corticale enchondrale sur une plus grande distance qu'aux stades précédents.

Cette ostéogénèse périostique a assuré l'élargissement de la portion inférieure du tibia. De plus, au niveau du bord externe, elle a élaboré une tubérosité située en regard de la partie interne du péroné.

d) En dedans des deux corticales antérieure et postérieure, il existe un troisième type de tissu osseux. Il provient de l'activité ostéogénique de cellules conjonctives médullaires. L'épaisseur de corticale enchondrale ou périostique, à la partie inférieure, est doublée en dedans par une couche de tissu osseux dépourvu d'inclusions métachromatiques, homogène, formant à ce niveau deux saillies internes. Ces formations sont d'origine médullaire.

e) *Remaniements secondaires.*

Au cours de la croissance on assiste, à partir d'un certain stade de développement, à l'apparition des remaniements de structure secondaire de la corticale diaphysaire. Ces remaniements débutent dans la portion centrale de la diaphyse et sur son versant interne. Ils consistent à la transformation d'un tissu compact pratiquement homogène en un tissu dont l'architecture, mieux systématisée, s'adapte aux fonctions mécaniques qui lui sont dévolues. Ces remaniements haversiens seront décrits un peu plus loin, pour des espèces d'animaux plus grands que le Rat, dont les corticales osseuses

sont plus épaisses, c'est-à-dire où les différents aspects de l'haversification sont plus caractéristiques.

Mais, d'emblée, il faut insister sur le fait que chez le Rat ces remaniements se font aussi bien dans une portion diaphysaire d'origine périostique que dans une portion diaphysaire d'origine enchondrale, comme l'illustre la figure 8.

FIGURE 8.

Rat. Portion diaphysaire de Tibia d'origine enchondrale, en voie d'haversification.

(Coupe transversale.)

1. Cavité médullaire.
2. Inclusion cartilagineuse métachromatique persistante.
3. Lamelles osseuses haversiennes.
4. Périoste.

II. Étude des autres pièces squelettiques du Rat

Quels que soient les os longs étudiés, le schéma général de la croissance reste identique à celui du tibia :

1) Au premier stade se développe la virole périostique primaire autour de l'ébauche cartilagineuse. Jusqu'à la naissance, la diaphyse est formée uniquement par le développement de cette virole primitive d'origine périostique. On ne constate alors aucune inclusion métachromatique diaphysaire, quel que soit le plan de coupe. Il existe par contre une ossification enchondrale intramédullaire, comme dans le tibia.

2) De l'os enchondral, riche en inclusions métachromatiques, vient, après la naissance, prolonger le fût diaphysaire périostique primitif. Cette ossification enchondrale diaphysaire s'accompagne de l'isolement de la virole périchondrale de Lacroix.

L'importance relative de l'os enchondral et de l'os périostique dans la constitution de la diaphyse dépend des os considérés et du plan de coupe utilisé. Ces notions sont résumées dans le tableau n° 3 et sont schématisées sur la figure 9.

Ainsi que l'on peut s'en rendre compte, l'importance relative de l'ossification enchondrale diaphysaire est particulièrement remarquable pour le radius et le cubitus. Pour le fémur, au niveau de l'extrémité supérieure et du côté interne, on constate l'existence d'une ossification enchondrale diaphysaire de croissance. Cependant, à la partie moyenne de cette portion enchondrale, il existe une portion intermédiaire entièrement périostique que nous n'avons pas représentée sur le schéma. Elle correspond à l'apparition secondaire d'une saillie osseuse d'origine purement périostique.

TABLEAU N° 3

Répartition des tissus osseux d'origine enchondrale et périostique au niveau des faces de différents os longs chez le Rat en voie de croissance.

Os	Face osseuse	PORTION OSSEUSE DIAPHYSAIRE		
		Périostique	Enchondrale *Sup.*	*Inf.*
Fémur	interne	2/5	1/5	2/5
	externe	3/5	0	2/5
	antérieure	5/5	0	0
	postérieure	3/5	0	2/5
Humérus	interne	1/4	1/2	1/4
	externe	1/4	1/2	1/4
	antérieure	3/4	0	1/4
	postérieure	3/4	0	1/4
Cubitus	interne	1/4	1/4	1/2
	externe	1/4	1/4	1/2
	antérieure	1/4	1/4	1/2
	postérieure	1/2	0	1/2
Radius	interne, externe, antérieure, postérieure	1/4	1/4	1/2
Métac. Métat. Phal.	interne, externe, antérieure, postérieure	en totalité		

Les métacarpiens, les métatarsiens et les phalanges présentent une structure particulière et peuvent être distingués des os que nous venons d'étudier. Indépendamment du fait bien connu que ces os ne possèdent qu'un seul cartilage de conjugaison, leur développement apparaît entièrement tributaire de l'ossification périostique. On ne constate aucune inclusion métachromatique sur toute la longueur de chacun de ces os. Il existe cependant une ossification diaphysaire enchondrale au niveau des faces externes des premiers et derniers métacarpiens et métatarsiens, mais l'os enchondral ne fait ici que doubler intérieurement la corticale périostique diaphysaire correspondante. Dans ces conditions, la corticale considérée comporte deux portions : une portion externe périostique continue, une portion interne enchondrale plus mince localisée uniquement au tiers distal de l'os.

III. Résultats chez les autres espèces

Tous les faits d'observations que nous venons de rapporter ne sont pas spécifiques des pièces squelettiques du Rat. La participation de l'ossification enchondrale à l'édification de la diaphyse a été retrouvée aussi pour la Souris, pour le Cobaye, pour le Lapin et pour le Chat.

1° Comme chez le Rat, la répartition de l'os diaphysaire enchondral et de l'os diaphysaire périostique au cours de la croissance varie suivant l'extrémité osseuse considérée et suivant la face étudiée. Mais ces variations se retrouvent identiques quelles que soient les espèces.

Par ailleurs, la structure particulière des métatarsiens et des phalanges que nous avons observée chez le Rat se retrouve avec les mêmes caractères chez les autres espèces.

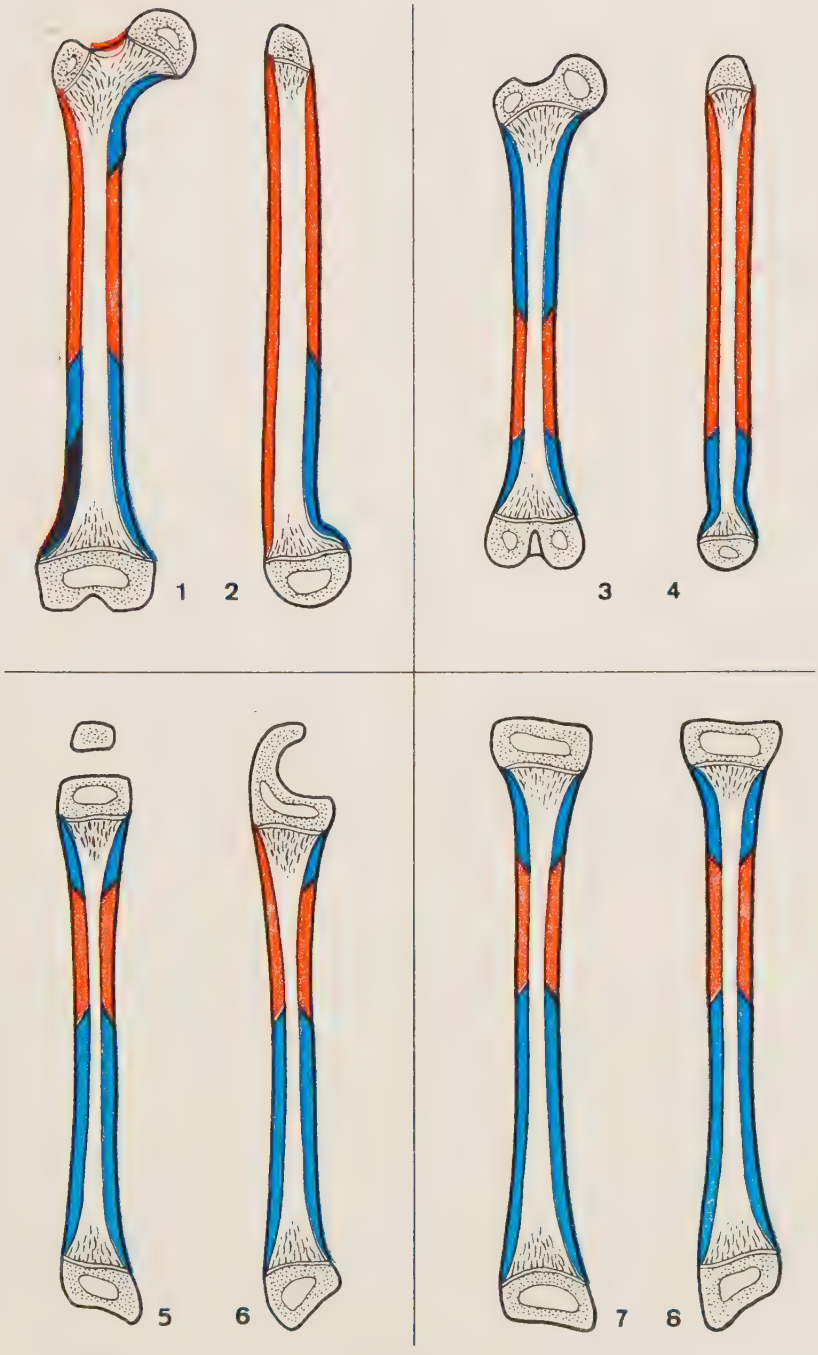


FIGURE 9.

Schémas de la répartition du tissu osseux périostique et du tissu osseux enchondral suivant la pièce osseuse et la face considérée chez le Rat en voie de croissance.

(*En bleu* : os enchondral. *En rouge* : os périostique.)

Coupes frontale et sagittale : 1-2. Fémur. 5-6. Cubitus.
3-4. Humérus. 7-8. Radius.

2° Nous avons pratiqué chez la Souris des mensurations systématiques de différentes portions diaphysaires, périostiques, enchondrales et mixtes, au niveau de chaque face du tibia, à différents stades de croissance. Ces résultats sont rapportés sur la figure 10.

On peut constater, en étudiant ces résultats, qu'à partir de la naissance, et compte tenu de variations individuelles, il existe une valeur à peu près constante de la portion périostique correspondant à la virole périostique primitive.

3° L'étude des pièces squelettiques du Cobaye, du Lapin et du Chat, permet de mieux comprendre l'évolution ultérieure des diaphyses enchondrales et périostiques formées au cours de l'ossification primaire.

L'*ossification secondaire* se caractérise par l'apparition de lacunes de Howship caractéristiques. Ces lacunes se développent à partir de la cavité médullaire, non seulement dans l'os diaphysaire d'origine périostique, mais encore dans l'os diaphysaire d'origine enchondrale.

Les premiers systèmes de Havers qui se constituent ainsi ne vont pas provoquer cependant la destruction totale du modèle osseux primitif. Il persiste donc entre les systèmes de Havers primitivement formés des portions osseuses non encore remaniées. Suivant l'origine de la diaphyse primaire considérée, ces régions non encore remaniées possèdent ou non des inclusions métachromatiques. Cette constatation faite pour toutes les pièces squlettiques étudiées, en particulier chez le Rat, le Cobaye, le Lapin et le Chat, montre donc que les remaniements de l'ossification secondaire se produisent aussi bien dans l'os enchondral que dans l'os périostique. Par la suite, le creusement de nouvelles lacunes de Howship provoque l'apparition de nouveaux systèmes de Havers déterminant ainsi la raréfaction progressive des vestiges du tissu osseux primaire. Cette substitution n'est cependant pas totale, et c'est ainsi que nous

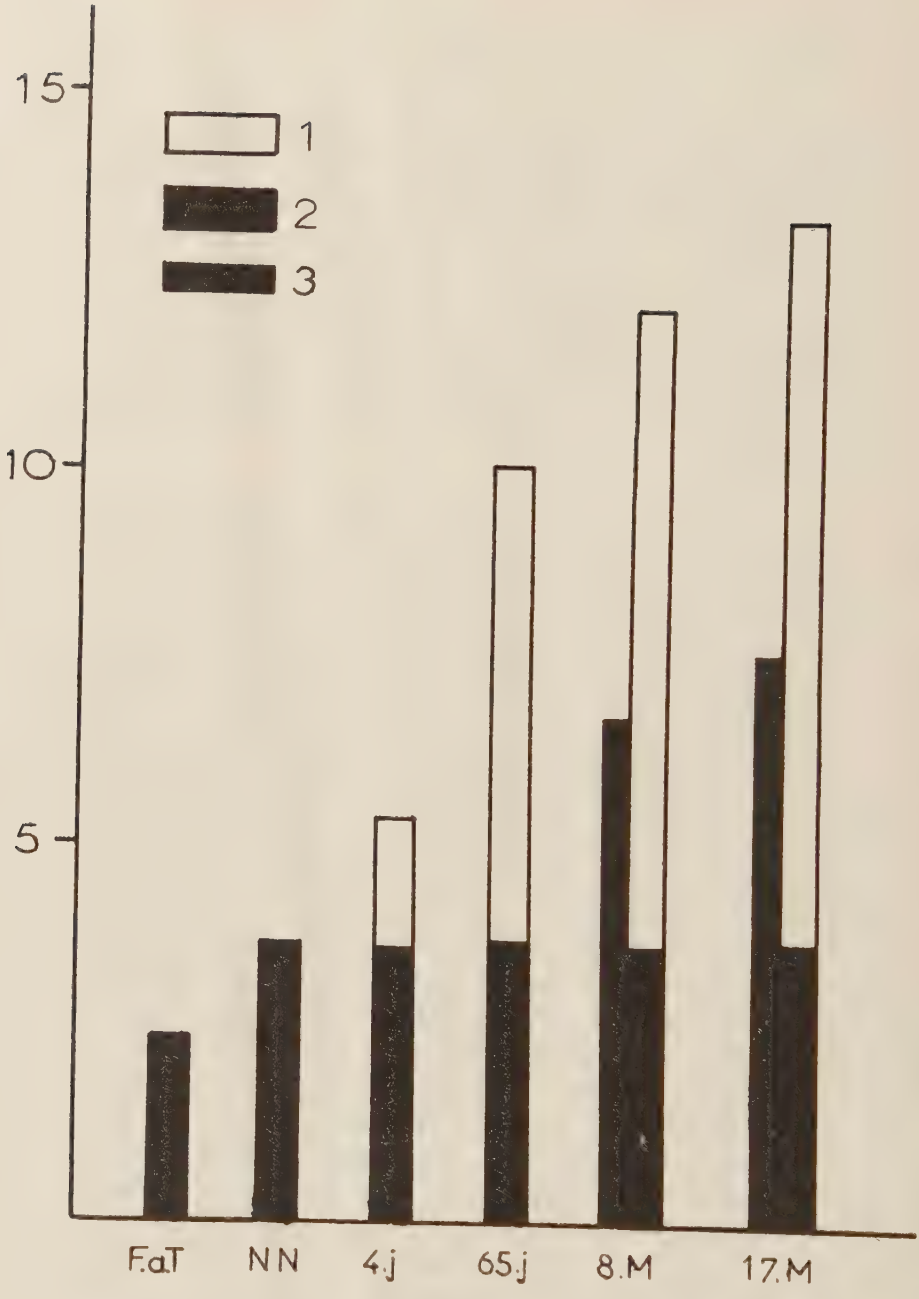


FIGURE 10.

Schéma de la répartition des tissus osseux enchondral et périostique suivant l'âge dans le Tibia de Souris. (Coupes frontales.)

1. Os enchondral.
2. Os périostique correspondant à la virole primitive.
3. Os périostique d'accroissement en largeur.

avons pu observer, chez des adultes en période terminale de croissance et notamment chez des Cobayes ayant atteint leur développement pondéral maximum, la persistance de quelques îlots métachromatiques dans des travées intermédiaires, dans les régions où la diaphyse osseuse était primitivement d'origine enchondrale.

IV. Croissance osseuse en dehors des Mammifères

1° *Batraciens*

Chez le Triton (*Triturus Marmoratus*) et chez la Grenouille étudiés en période de croissance, l'humérus, le cubitus, le fémur et le tibia présentent la structure qui leur est attribuée classiquement. La diaphyse est ainsi formée sur toute son étendue par un étui osseux compact d'origine périostique évidente. Ce fût périostique détermine à ses deux extrémités des encoches d'ossification particulièrement bien développées. A la jonction diaphyso-épiphysaire, les cellules cartilagineuses tendent à s'orienter les unes par rapport aux autres, formant ainsi des ébauches de cartilage sérié. Au-dessous de ce cartilage grossièrement orienté, se trouvent des cellules cartilagineuses hypertrophiques dont la destruction laisse la place à la cavité médullaire. Il n'existe cependant aucune ossification enchondrale intramédullaire. Chez ces deux espèces, la coloration des pièces squelettiques par le bleu de toluidine ne permet pas de mettre en évidence d'inclusion métachromatique sur toute la longueur du fût diaphysaire.

2° *Poules*

Chez le Poussin ou la Poule en voie de croissance, la diaphyse des os longs est encore constituée unique-

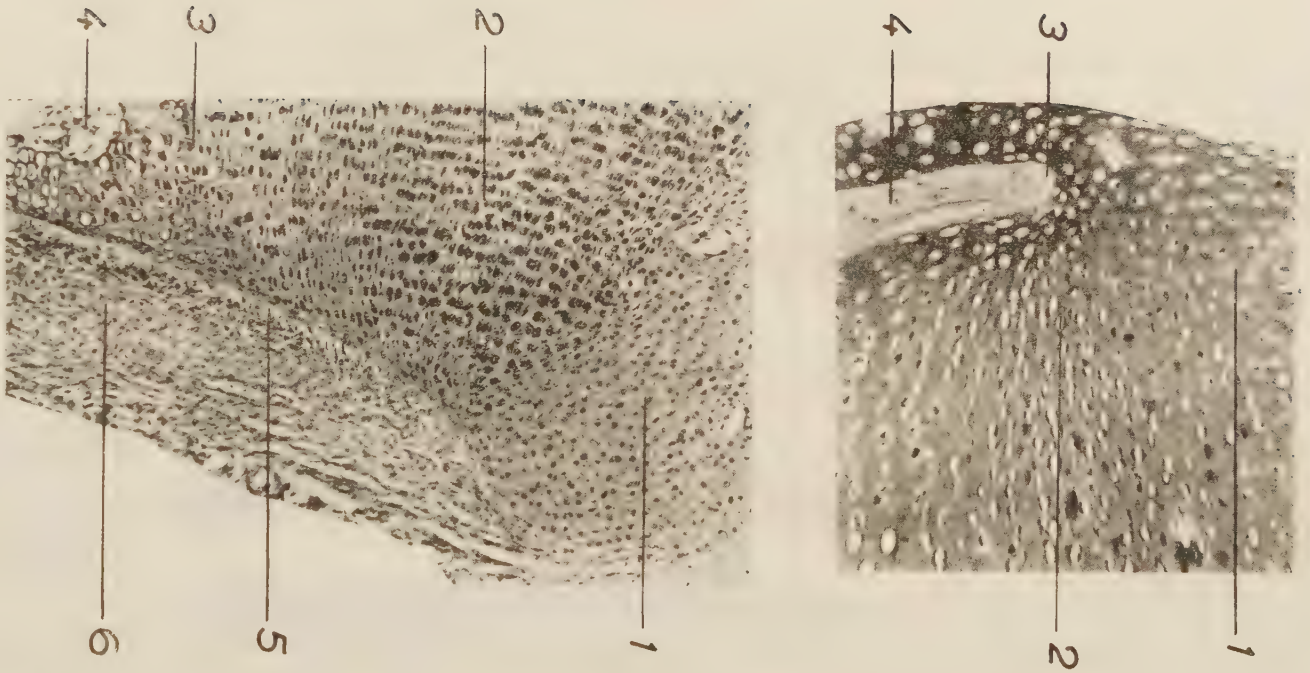


FIGURE 11.

Tibia de Poule (extrémité supérieure).

1. Cartilage hyalin épiphysaire.
2. Cartilage sérié à groupements isogéniques axiaux.
3. Cartilage hypertrophique.
4. Cavité médullaire.
5. Portion terminale de la diaphyse périostique.
6. Périoste.

Fémur de Grenouille.

1. Cartilage hyalin.
2. Cartilage hyalin orienté.
3. Encoche d'ossification.
4. Extrémité de la diaphyse. Diaphyse d'origine entièrement périostique ; absence d'inclusion métachromatique.

ment par un os développé directement à partir de l'activité ostéogénique du périoste.

Le cartilage de conjugaison, mieux développé que chez les Batraciens, s'accompagne sur sa face profonde d'une ossification enchondrale ébauchée chez le Poussin et plus importante chez les animaux d'âge plus avancé. L'os enchondral ainsi formé possède des inclusions métachromatiques, mais il est de localisation purement médullaire et on n'observe jamais de continuité entre la diaphyse proprement dite et les travées enchondrales les plus externes. Comme chez les Batraciens, le fût diaphysaire est ici totalement dépourvu d'inclusions métachromatiques.

DISCUSSION

PREMIER STADE

Le déroulement des premiers stades de l'ossification, suivant le schéma classique, trouve une confirmation dans nos propres observations. Les os longs se développent à partir d'un modèle cartilagineux différencié au sein de l'ébauche mésenchymateuse du membre. La première manifestation d'ostéogénèse consiste en l'apparition de la virole périchondrale primitive autour du centre de l'ébauche. Cet os primitif est un os d'origine périchondrale qui, par la suite, s'agrandit par ostéogénèse périostique. Il ne contient aucune inclusion métachromatique.

Ossification enchondrale intramédullaire

Dans un second stade, apparaît l'ossification enchondrale. Celle-ci est tout d'abord localisée dans la région intramédullaire. Tous les auteurs sont d'accord pour affirmer l'existence de l'os enchondral, sa topographie purement médullaire, son caractère transitoire. De même, il est admis par tous que la croissance diaphysaire se fait, avant la naissance, uniquement par ostéogénèse périostique. Cette croissance, cependant, est, pour la majorité des auteurs, permise par suite de l'allongement

du modèle cartilagineux. Celui-ci est dû à l'activité des deux cartilages métaphysaires qui excentrent les épiphyses.

Un seul auteur s'oppose à ces données. POLICARD considère, en effet, que l'action du cartilage de conjugaison dans la croissance en longueur de la pièce ostéo-cartilagineuse est relativement sans importance. Le rôle essentiel est, pour lui, joué par l'activité de l'extrémité périostique qui repousse l'épiphyse correspondante au niveau de l'encoche d'ossification.

POLICARD se base, nous l'avons vu, pour affirmer ce fait, sur l'absence de cartilage de conjugaison dans certaines espèces (Batraciens, Oiseaux). En fait, si l'on examine des os de Batraciens et des os longs de Poule, on est frappé par l'existence d'une zone métaphysaire dans laquelle les cellules cartilagineuses présentent une orientation axiale longitudinale, bien qu'il n'existe pas à proprement parler de cartilage de conjugaison.

POLICARD fait intervenir, pour expliquer cette orientation des cellules cartilagineuses, les forces mécaniques imposées à la métaphyse. Notre interprétation est différente : cette orientation nous semble le signe d'une prolifération axiale ébauchée. Ceci devient évident quand on constate chez les Oiseaux l'existence de véritables groupements isogéniques axiaux comparables à ceux du cartilage sérié des Mammifères.

Le cartilage de conjugaison existe donc bien, plus ou moins individualisé, suivant le degré d'évolution de l'espèce. Il est seul responsable de l'accroissement en longueur de la pièce ostéo-cartilagineuse en général.

OSSIFICATION ENCHONDRALE DIAPHYSAIRE

L'ossification enchondrale ne reste cependant pas localisée, comme le veulent les Classiques et POLICARD, dans la région intramédullaire. C'est le mérite de LACROIX d'avoir montré, surtout après les expériences de

Leblond et ses collaborateurs avec des substances radioactives, la participation effective des travées osseuses enchondrales à l'édification de la diaphyse au cours de la croissance.

Nos observations confirment également les remarquables études de Lacroix sur la virole périchondrale. Il est certain qu'à la suite de l'apparition de l'ossification enchondrale diaphysaire, cette lamelle osseuse périmétaphysaire persiste et est renouvelée constamment. Cependant, nous pensons qu'elle disparaît assez précocement, en fait, dès que le tissu conjonctif périmétaphysaire présente un état de différenciation fibrillaire orientée importante. Le cartilage ne peut alors, soit du fait de son vieillissement, soit du fait de la trop grande spécialisation des éléments conjonctifs qui lui sont accolés, induire la formation de cette lamelle osseuse.

Enfin, on ne peut, avec Lacroix, concevoir d'accroissement en longueur d'un os long sans faire intervenir le phénomène de résorption métaphysaire. Il est de la plus extrême importance car c'est en fait lui qui conditionne pour une grande part la nécessité d'une élaboration diaphysaire d'origine enchondrale au cours de la croissance.

Les travaux de Leblond et ses collaborateurs sont à ce sujet certainement les plus démonstratifs. La figure 12 explique cette nécessité de résorption pour faire d'une portion d'allongement ayant le diamètre métaphysaire, une portion correspondante ayant le diamètre diaphysaire. La preuve histologique de cette résorption est donnée par la présence de nombreux ostéoclastes sous-périostés dans la région métaphysaire (fig. 13).

La divergence qui s'établit entre nos observations et celles de Lacroix, porte sur le devenir de l'os enchondral diaphysaire. Lacroix y voit une formation transitoire rapidement doublée par une gaine externe d'os périostique et détruite pour les besoins d'élargissement

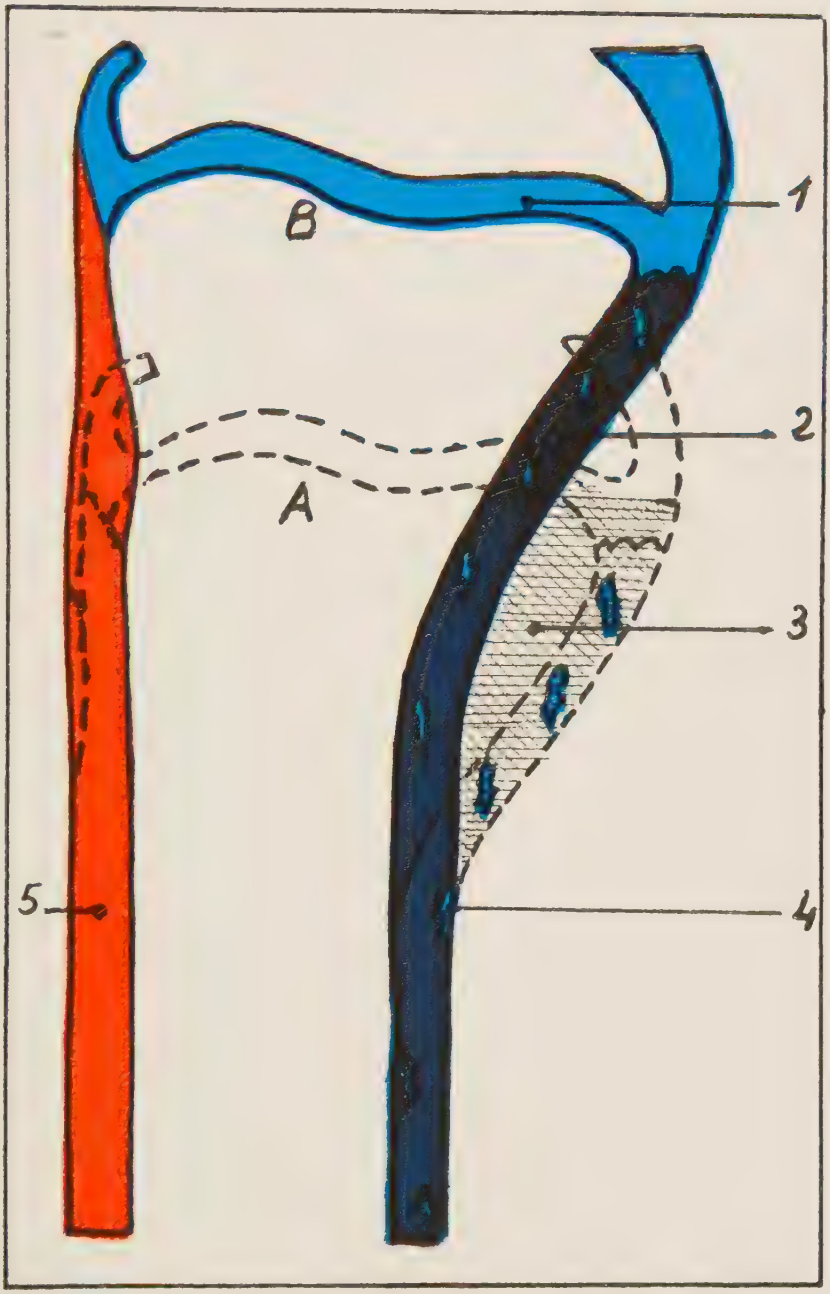


FIGURE 12.

Schéma de la résorption métaphysaire

1. Cartilage de conjugaison.
2. Métaphyse évasée.
3. Portion résorbée.
4. Diaphyse enchondrale.
5. Face osseuse plane périphérique

de la cavité médullaire. Nous faisons jouer au contraire à ces formations d'origine enchondrale, un rôle beaucoup plus important dans la croissance diaphysaire. C'est avec les travaux de HAM, GODARD et HERT que nos observations vont trouver le plus de points communs.

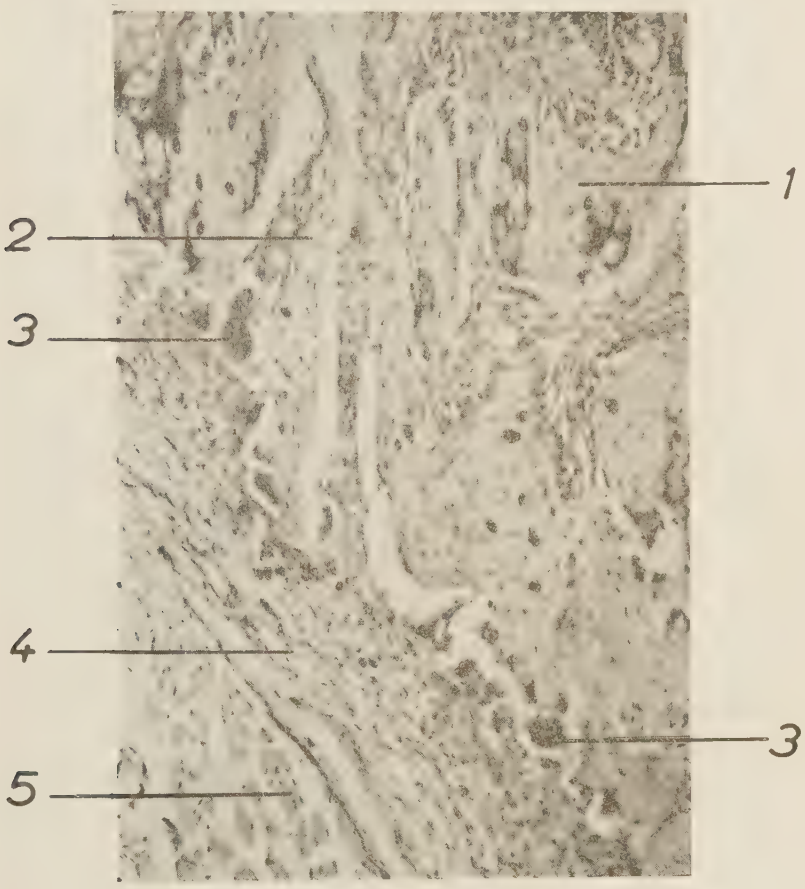


FIGURE 13.

Rat impubère. (Région métaphysaire du Tibia.)

1. Travée osseuse enchondrale avec inclusion métachromatique.
2. Travée osseuse enchondrale périphérique butant contre le périoste.
3. Ostéoclastes.
4. Tissu conjonctif périmétaphysaire.
5. Insertion musculaire.

Sur quelles bases peut-on affirmer l'origine enchondrale d'une portion diaphysaire?

Rejoignant les observations de Ham, et en particulier celles de Godard qui a particulièrement étudié cette question, nos résultats montrent dans l'ensemble que l'on trouve des inclusions métachromatiques dans une grande partie des corticales diaphysaires des os longs chez les mammifères. Certains faits prouvent que les portions diaphysaires contenant des inclusions métachromatiques sont exclusivement d'origine enchondrale :

— Les travées évidemment enchondrales des zones ossiformes du cartilage d'accroissement, contiennent un axe métachromatique, représentant la travée directrice cartilagineuse autour de laquelle s'est élaboré l'os dit enchondral.

— Les portions osseuses, qui sont sûrement d'origine périostique, ne contiennent jamais d'inclusions métachromatiques. Il en est ainsi pour la virole primitive et, également, pour la diaphyse des os longs d'animaux à ossification exclusivement périostique, tels les Batraciens et les Oiseaux.

— Enfin, du point de vue histologique, il existe toujours une continuité entre les portions diaphysaires contenant des inclusions métachromatiques et les travées enchondrales de la zone ossiforme.

Ces faits étant évidents, on peut se demander, dans ces conditions, pour quelle raison les auteurs classiques et Policard n'ont jamais constaté la présence de ces portions diaphysaires d'origine enchondrale?

Il semble que les études histologiques de ces auteurs se soient adressées à un matériel trop jeune, fœtus ou nouveau-né, chez lequel l'ossification enchondrale diaphysaire n'est pas encore apparue.

D'autre part, les colorations classiques sont insuffisantes pour différencier de façon assez précise les deux types de tissu osseux, enchondral et périostique. Les

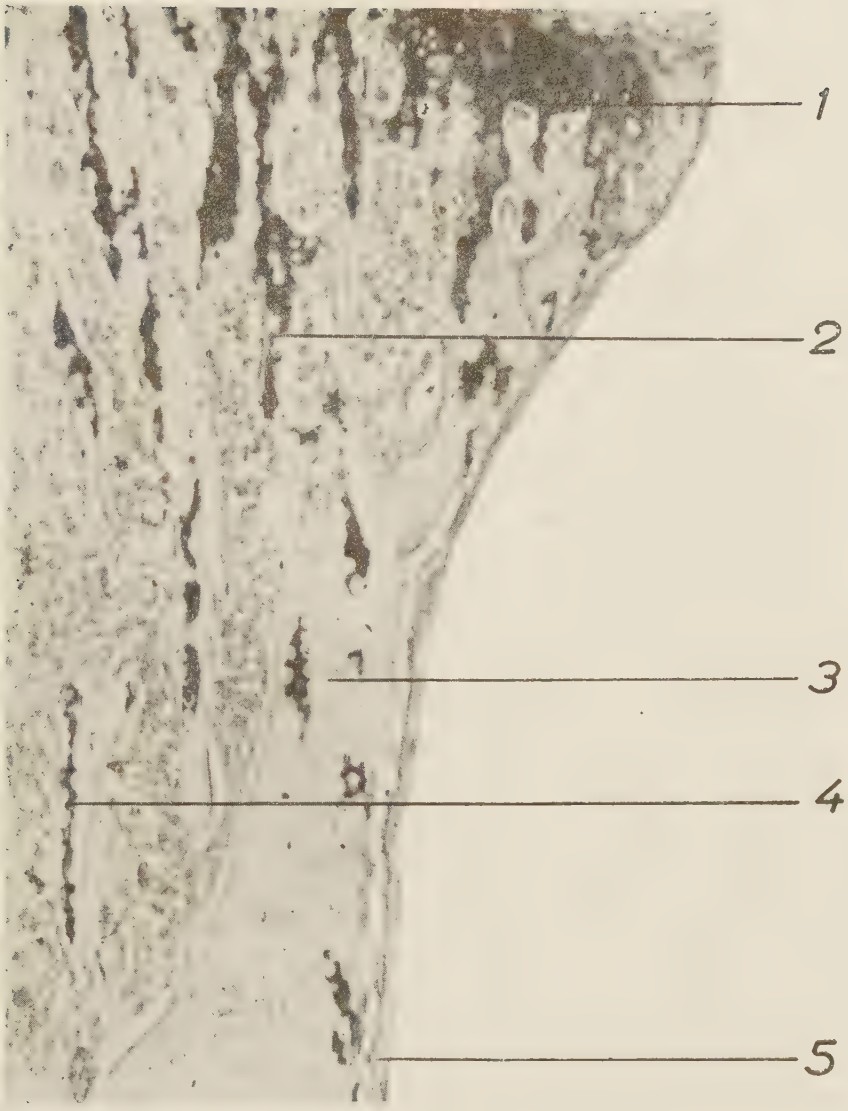


FIGURE 14.

Tibia de Souris pubère. Extrémité supérieure (face postérieure).

1. Absence de virole périchondrale à ce stade.
2. Travée enchondrale avec inclusion métachromatique en continuité avec la diaphyse.
3. Diaphyse contenant des inclusions métachromatiques.
4. Travée enchondrale médullaire.
5. Périoste.

réactions métachromatiques et, bien entendu, l'emploi des substances radioactives, ont permis cette différenciation.

L'origine enchondrale d'une portion diaphysaire contenant des inclusions métachromatiques étant évidente, quelle est la répartition de ce tissu osseux dans la corticale diaphysaire des os longs.

Nos résultats confirment encore les travaux de Ham, de Godard et de Hert, à quelques différences près :

— Pour Ham, si la participation effective de l'os enchondral à l'édification de la diaphyse est importante, les études de cet auteur, concernant le Rat, le Cobaye, le Chien et le Fœtus humain, ne portent cependant pas sur la répartition exacte des différentes variétés de tissu osseux dans la diaphyse, mais sur le mécanisme de leur formation.

— Par contre, Godard et surtout Hert ont fait, nous l'avons vu, des études topographiques très précises.

Pour Godard, les étendues relatives de l'os périostique et de l'os enchondral dans le fût diaphysaire en fin de croissance sont dans le rapport de 1 sur 3.

Pour Hert, ce rapport est de 1 sur 4.

La portion diaphysaire périostique représente l'accroissement de la virole périchondrale primitive jusqu'à l'apparition de l'ossification enchondrale diaphysaire.

La totalité de la corticale diaphysaire formée postérieurement à ce stade est donc d'origine enchondrale. Les deux portions distales de diaphyse enchondrale sont de longueur inégale pour un même os. La portion la plus longue correspond au cartilage d'accroissement le plus fertile. Cette différence de longueur entre les deux portions enchondrales est une preuve de la relation entre l'activité cinétique du cartilage d'accroissement et son activité ostéogénique diaphysaire.

Ce caractère inégal de l'activité proliférative du cartilage de conjugaison aboutissant à la notion du cartilage fertile, a déjà été mise en évidence de façon précise par certains auteurs : Bisgard et Bisgard (1935), Gill et Abbot (1942).

Pour Ham, Godard et Hert, l'os enchondral joue un rôle fondamental et sa participation à l'édification diaphysaire apparaît comme un phénomène général valable pour tous les os longs du squelette et pour toutes les faces d'un même os.

Si nous considérons, avec eux, que le cartilage de conjugaison, par l'intermédiaire de l'os enchondral, participe largement à l'édification diaphysaire, nous ne saurions cependant être d'accord sur la généralité de ce processus. Nos observations nous ont montré en effet que les diaphyses de certans os longs, ou certaines portions diaphysaires, peuvent se développer uniquement par suite de l'activité ostéogène périostique :

— Les trois métacarpiens et métatarsiens centraux sont ainsi entièrement constitués d'os périostique, quelle que soit la période et quelle que soit l'espèce considérées.

— Au niveau de la face externe des premiers métatarsiens ou métacarpiens, et interne des cinquièmes, la partie diaphysaire distale est, nous l'avons vu, d'origine mixte, enchondrale en dedans, doublée d'un étui osseux d'os périostique en dehors.

— Enfin et surtout, nos observations nous ont montré que sur des os de plus grandes dimensions toute une portion de la diaphyse pouvait être d'origine périostique, l'autre portion étant d'origine enchondrale.

Il existe donc un polymorphisme de structure au niveau des os longs en voie de croissance. Ce polymorphisme, qui nous apparaît quelle que soit l'espèce étudiée, s'observe déjà avec les techniques usuelles, c'est-à-dire en coupe frontale dans le cas du fémur. Pour cette

pièce osseuse, en effet, ainsi que nous l'avons déjè rapporté, si la face interne est d'origine enchondrale à ses deux extrémités, la face externe, au contraire, est entièrement constituée d'os périostique dans sa partie supérieure. Cette diaphyse périostique étant dépourvue d'inclusions métachromatiques. Cette constatation est en désaccord avec les descriptions de Godard et de Hert.

Mais, le plus souvent, la notion de polymorphisme structural n'apparaît que si l'on pratique des coupes sagittales et transversales sériées de pièces osseuses.

C'est le cas ainsi, en particulier, du tibia et de l'humérus. Si l'on étudie, en effet, ces os en coupe classique frontale, les faces interne et externe apparaissent constituées d'os enchondral, mise à part la portion centrale correspondant à la virole primitive périostique. Par contre, si l'on étudie ces deux pièces osseuses, en coupe sagittale, on est frappé par le fait que la face antérieure du tibia et les deux faces de l'humérus sont, dans leur portion supérieure, entièrement d'origine périostique.

Certaines portions corticales osseuses contiennent donc des inclusions métachromatiques, d'autres en étant toujours dépourvues. Il existe, à ce fait, plusieurs explications :

1° *Un phénomène général* règle tout d'abord le choix du tissu osseux dans lequel s'élaborera telle portion diaphysaire au cours de la croissance aux environs de la naissance.

a) Les portions diaphysaires correspondant à une face métaphysaire évasée sont toujours d'origine enchondrale parce qu'intervient, nécessairement, dans leur formation, le processus de « Résorption métaphysaire modelante ».

Lorsque la portion métaphysaire élargie, correspondant à la zone hachurée de la figure 15, est résorbée,

on peut imaginer que le périoste, en même temps qu'il s'allongera, puisse passer de la position 1 à la position 2, venant ainsi en continuité avec le périoste diaphysaire proprement dit. Si le périoste métaphysaire doit alors élaborer la portion diaphysaire qui doit assurer l'allongement correspondant, des lamelles osseuses apparaîtront sur sa face profonde, de telle sorte qu'au bout d'un certain temps le périoste passera de la position 2 à la position 3 plus externe. On aboutira donc, nécessairement dans ce cas, ainsi que le montre le schéma, à une augmentation du diamètre diaphysaire. Or, on sait que ce phénomène ne se produit pas entre les deux stades, puisque la largeur du fût diaphysaire doit rester constante.

Par contre, un apport d'os enchondral venu des portions plus centrales de la métaphyse permettra l'allongement diaphysaire sans élargissement consécutif.

b) Dans le cas des faces planes, où l'épiphyse n'est pas évasée, la nécessité de résorption modelante ne se fait plus sentir, et la diaphyse s'accroît grâce à l'excentration de l'épiphyse, créée par l'activité du cartilage de conjugaison, et le périoste peut suivre ce déplacement épiphysaire.

Son extrémité, riche en éléments conjonctifs jeunes, peut proliférer et, en même temps que se produit le mouvement d'allongement, une activité ostéogène de cette extrémité assure l'édification du nouveau tissu diaphysaire.

2° *Cependant, cette règle de la résorption modelante* n'est pas immuable. Les métacarpiens, les métatarsiens, certaines faces d'os plus longs, telles la face externe de l'extrémité inférieure du cubitus et la face interne de l'extrémité inférieure du radius, font exception. Les premiers, bien que présentant des épiphyses renflées, sont entièrement d'origine périostique. Les deux faces précitées, bien qu'étant planes, sont d'origine enchondrale.

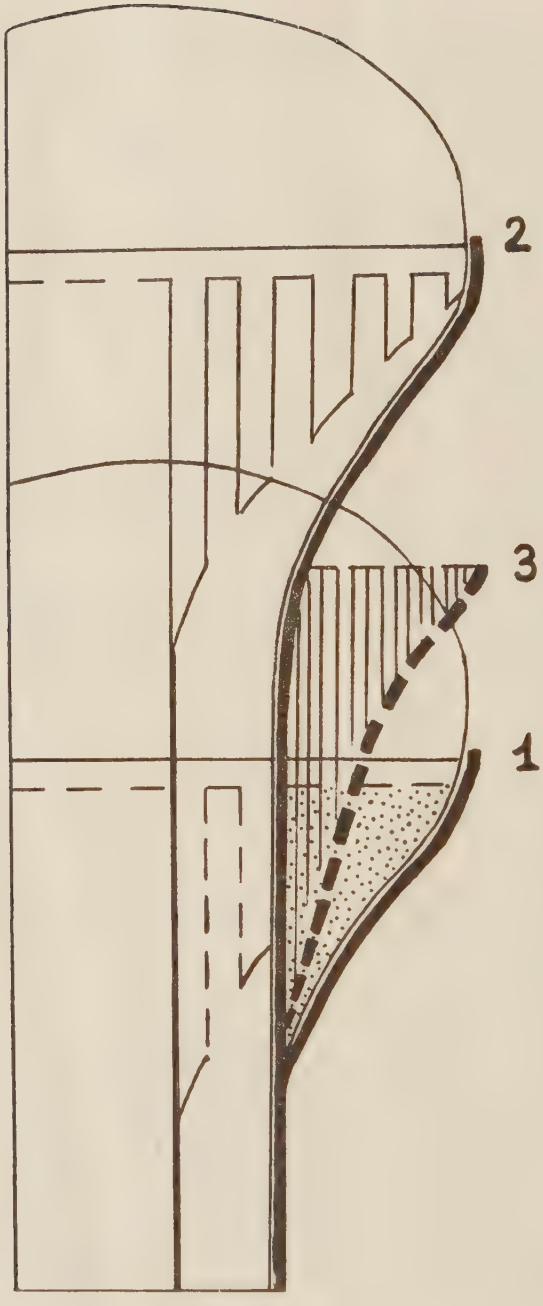


FIGURE 15.

Résorption métaphysaire.

Ces exceptions prouvent que d'autres mécanismes interviennent dans la détermination du type d'os utilisé pour la croissance d'une région donnée de la diaphyse. Parmi ceux-ci, l'état de différenciation du périoste retiendra notre attention. En effet, si sur une portion osseuse en voie de croissance le périoste apparaît trop différencié, on conçoit qu'il ne puisse assurer l'ostéogénèse de cette portion. D'une manière générale, on sait d'ailleurs que la différenciation du périoste vers une structure fibreuse orientée s'accompagne d'un ralentissement plus ou moins important de son activité ostéogène (Pratt, 1959). Par ailleurs, le type d'insertion aponévrotique, tendineux ou musculaire, sur une face osseuse, semble jouer un certain rôle.

Remaniements secondaires et variation modelante

Cette structure enchondro-périostique est caractéristique de l'os primaire non haversifié. Lorsque l'haversification secondaire va apparaître, nous allons retrouver cette dualité de structure dans la diaphyse et, tant que le cartilage de conjugaison reste actif, il se formera continuellement du nouvel os enchondral assurant l'allongement.

Mais, en même temps que se poursuivra cette ostéogénèse, les remaniements de l'haversification se produisent. On sait que, pour les auteurs classiques, ces remaniements se font dans une diaphyse d'os périostique. En fait, nos observations nous ont montré que l'haversification se produit non seulement dans les portions d'origine périostique, mais aussi dans l'os enchondral. Nous avons rapporté que des inclusions métachromatiques s'observaient entre des systèmes de Havers caractéristiques. L'haversification débute au niveau de la portion centrale de la diaphyse et n'intéresse pas l'os

enchondral au cours de sa formation dans la région métaphysaire. Cela pourrait cependant se produire dans l'espèce humaine (Ham, 1950).

Indépendamment de l'haversification, la diaphyse des os longs, à partir de la structure que nous avons décrite, peut faire l'objet de certains remaniements qui se produiront aussi bien pendant la période d'ossification primaire que pendant la période d'ossification secondaire. Ces remaniements répondent à la « Variété modelante de Renaut » et peuvent se résumer essentiellement dans deux processus ostéogéniques :

1° Elaboration en des points limités de la diaphyse de tissu osseux assurant la formation d'apophyses, de tubérosités ou de crêtes. Cette élaboration ne peut se faire que par un apport périphérique de tissu osseux et, dans ce cas, seul le périoste peut jouer le rôle de facteur ostéogène.

2° Modification de forme de la diaphyse : une face plane pouvant devenir concave ou convexe. Dans le cas de la transformation d'une face plane en face convexe, c'est par un apport périphérique d'origine périostique que cette transformation se fera avec résorption interne simultanée de la corticale. Par contre, dans le cas de la transformation d'une face plane en une face concave, il y aura résorption périphérique de l'os antérieurement formé, que celui-ci soit enchondral ou périostique. En même temps, on assiste à une ostéogénèse du côté interne intramédullaire. Signalons que cette ostéogénèse purement médullaire joue un rôle très important dans ces processus de modelage de l'os, ainsi que l'a montré W. Bloom (1960).

Nous voyons que tous ces remaniements ne sont assurés que par l'intermédiaire d'une ossification périostique ou d'une ossification médullaire. L'ossification enchondrale n'y participe pas, son rôle se limitant à la croissance en longueur des os longs.

Croissance en épaisseur

Contrairement à l'opinion classique, nous pensons que la croissance en épaisseur des os longs est un phénomène intermittent au cours du développement de la pièce osseuse. Jusqu'aux environs de la naissance, cet accroissement en épaisseur suit l'accroissement en longueur de la virole périostique primaire.

A partir du moment où apparaît l'ossification enchondrale, cette croissance en épaisseur devient relativement beaucoup moins importante que la croissance en longueur. Pour certaines faces osseuses, elle s'arrête même complètement, provisoirement ou définitivement. Ce fait est, en particulier, en rapport avec les processus de variation modelante. Il explique la possibilité de voir, en fin de croissance, une portion diaphysaire entièrement d'origine enchondrale être le siège de processus d'haversification.

Cependant, dans certains cas, il est indispensable qu'en même temps que les os s'allongent, après la naissance, ils s'épaississent. Cet épaississement est le fait de l'ostéogénèse périostique. L'apport d'os périostique peut se faire sur la virole primitive, mais peut la déborder et se faire sur l'os primitivement enchondral. Nous avons rapporté que l'extrémité inférieure du tibia des espèces étudiées voyait chez l'adulte en voie de croissance, à partir d'un certain stade, le tissu osseux diaphysaire enchondral se doubler d'une gaine d'os périostique. Ces processus d'accroissement en épaisseur sont donc essentiellement dus à l'activité ostéogène du périoste, l'os enchondral n'intervenant pas dans leur mécanisme.

CONCLUSIONS

Nous pouvons résumer les différentes observations que nous avons rapportées, dans un schéma général de la croissance des os longs. Ce schéma est évidemment valable pour les espèces que nous avons étudiées. En comparant nos résultats avec ceux des auteurs modernes ayant porté sur d'autres espèces, nous pensons pouvoir étendre ce schéma à tous les mammifères. Des variations de détail peuvent cependant se voir et, en particulier, la date d'apparition de l'ossification enchondrale peut varier suivant les espèces. Si pour nos observations la naissance semble être le tournant de l'ossification de croissance, pour HAM, en particulier chez l'Homme, il semble que ce soit l'apparition du point d'ossification épihysaire qui marque le début de l'ossification enchondrale de l'extrémité épiphysaire correspondante. Quoi qu'il en soit, le schéma que nous proposons diffère du schéma classique, admis dans la grande majorité des traités histologiques. Il nous semble qu'à la suite des travaux modernes, confirmés en grande partie par nos propres observations, on doive accorder à l'ossification enchondrale une place beaucoup plus importante dans la croissance des os longs.

Schéma général de la croissance des os longs

1) La première ébauche osseuse se présente comme un amas mésenchymateux un peu allongé. Les éléments mésenchymateux se différencient assez rapidement en donnant naissance à une ébauche cartilagineuse centrale entourée par une gaine conjonctive ou périchondre. A ce stade, l'ébauche cartilagineuse préfigure grossièrement la forme définitive de l'os long.

2) Les cellules cartilagineuses occupant la portion centrale de la diaphyse s'hypertrophient et dégénèrent.

Des formations vasculaires pénètrent alors dans la partie médiane de la diaphyse et divergent vers les deux extrémités. Cette pénétration vasculaire provoque la destruction du cartilage hypertrophique et l'apparition, à sa place, de la cavité médullaire primitive.

En même temps que se produit la pénétration vasculaire, la face profonde du périchondre central devient ostéogène et élabore ainsi une mince corticale osseuse qui va constituer la virole osseuse périostique primitive. Le périchondre, doublé ainsi de tissu osseux dans la portion diaphysaire de l'ébauche osseuse, prend le nom de périoste. Les deux épiphyses sont formées de cartilage hyalin tendant à devenir hypertrophique dans la portion centrale.

3) A la limite de la pénétration vasculaire, le cartilage diaphysaire, qui se continue directement avec le cartilage épiphysaire, va présenter une organisation particulière prenant alors le nom de cartilage d'accroissement.

Allant de l'épiphyse vers la diaphyse, ce cartilage d'accroissement comporte une zone de cartilage hyalin, une zone de cartilage sérié, une zone de cartilage hyper-

trophique, puis le cartilage hypertrophique calcifié. La limite du cartilage calcifié, qui correspond à la limite de pénétration vasculaire, forme la ligne d'érosion.

Le cartilage d'accroissement est une zone où se forme continuellement du nouveau cartilage. Cette chondrogénèse se constitue plus précisément au niveau des premières rangées de cellules sériées et du cartilage hyalin de réserve situé immédiatement au-dessus. Lorsque l'activité du cartilage sérié s'épuise, il devient hypertrophique et la portion adjacente du cartilage de réserve se transforme en cartilage sérié. Cette chondrogénèse orientée assure le déplacement excentrique des épiphyses.

Au-dessous de la ligne d'érosion, les portions de substance fondamentale cartilagineuse qui persistent et qui correspondent aux anciennes parois latérales des cavités chondroplastiques vont servir de travées directrices pour l'ossification enchondrale. Ainsi se forment les zones ostéoïdes et ossiformes.

Pendant toute la vie fœtale, les travées d'os enchondral ainsi formées resteront dans la partie centrale de l'ébauche osseuse. Les plus périphériques seront donc toujours entourées par la virole osseuse périostique. Ceci revient à dire que, avant la naissance, la corticale diaphysaire est constituée uniquement par un tissu osseux d'origine périostique. La cavité médullaire centrale est bordée à ses deux extrémités par des travées d'os enchondral.

4) *Après la naissance.* On assiste à un accroissement en longueur très actif de l'ébauche osseuse. Le comportement du périoste peut se faire de deux façons différentes :

1° *Dans un premier cas,* l'activité ostéogénique du périoste situé en regard de l'extrémité de la virole primitive va cesser. Il n'y aura donc plus d'allongement de la virole périostique primaire diaphysaire. Cependant le cartilage d'accroissement continue à excentrer l'épi-

physe. Il en résulte qu'au delà de la virole périostique la diaphyse va se trouver constituée pendant un certain temps par une gaine fibreuse qui continue directement la virole primitive. Des travées osseuses enchondrales viennent s'appuyer directement sur cette gaine fibreuse. Ces travées enchondrales vont s'épaissir et s'anastomoser et vont finalement former un tissu osseux compact qui va prolonger la virole primitive. Dès lors, la diaphyse de l'os long comprendra, d'une épiphyse à l'autre, trois portions : deux portions osseuses d'origine enchondrale de part et d'autre de la virole osseuse primitive d'origine périostique.

L'ostéogénèse enchondrale qui a pris le relais de l'ostéogénèse périostique suit la progression du cartilage d'accroissement, ce qui détermine un allongement progressif de la diaphyse d'origine enchondrale. Nous avons vu que le rythme et l'étendue de cet allongement est en relation directe avec la fertilité du cartilage d'accroissement correspondant.

L'activité ostéogène du périoste n'a cependant, dans ce cas, pas entièrement cessé. Sa portion la plus distale, située en regard des cellules sériées et hypertrophiques du cartilage de conjugaison, donne naissance constamment à une mince lamelle osseuse qui est résorbée au fur et à mesure de sa formation par son extrémité inférieure. C'est la virole périchondrale de Lacroix. Cette virole est sans continuité directe avec le fût diaphysaire et ne participe pas à son allongement.

Ce premier type d'ossification diaphysaire après la naissance se voit toujours au niveau des faces des extrémités où l'épiphyse déborde la diaphyse, c'est-à-dire où la métaphyse est évasée. Ceci s'explique par la nécessité d'une résorption métaphysaire pour permettre à la diaphyse une augmentation en longueur sans augmentation en largeur concomitante.

2° *Dans un second cas,* l'activité ostéogénique du périoste en regard de l'extrémité de la virole primitive ne cesse pas. Elle suit l'excentration de l'épiphyse correspondante. Il n'existe aucune solution de continuité dans la corticale périostique entre la portion diaphysaire correspondant à la virole primitive jusqu'à la naissance et la lamelle osseuse située en regard du cartilage d'accroissement. Il y a donc accroissement continu de la virole primitive. Dans ce cas, l'os enchondral reste purement intramédullaire et ne participe en aucune façon à la formation de la diaphyse.

Ce deuxième type d'ossification diaphysaire, après la naissance, se voit au niveau des faces métaphysaires planes, c'est-à-dire où l'épiphyse ne déborde pas en dehors de la diaphyse.

Elle peut se voir cependant aussi au niveau d'une face métaphysaire évasée lorsque l'accroissement en longueur s'accompagne parallèlement d'un accroissement en largeur notable.

De la même façon, l'ossification enchondrale diaphysaire peut se voir au niveau d'une face plane pour les raisons que nous avons déjà exposées.

5) *Remaniements.* Sur ce modèle osseux enchondral et périostique, deux types de remaniements vont survenir : des remaniements de structure et des remaniements de morphologie.

1° L'haversification caractérisée par l'apparition de lacunes de Howship n'est pas l'apanage des portions diaphysaires d'origine périostique. Elle se voit aussi bien, comme nous l'avons rapporté, dans des portions diaphysaires d'origine enchondrale.

2° Les remaniements de la variation modelante assurent la transformation de la pièce osseuse aboutissant à sa morphologie définitive. Ils sont dus, nous l'avons vu, essentiellement à des processus parallèles de des-

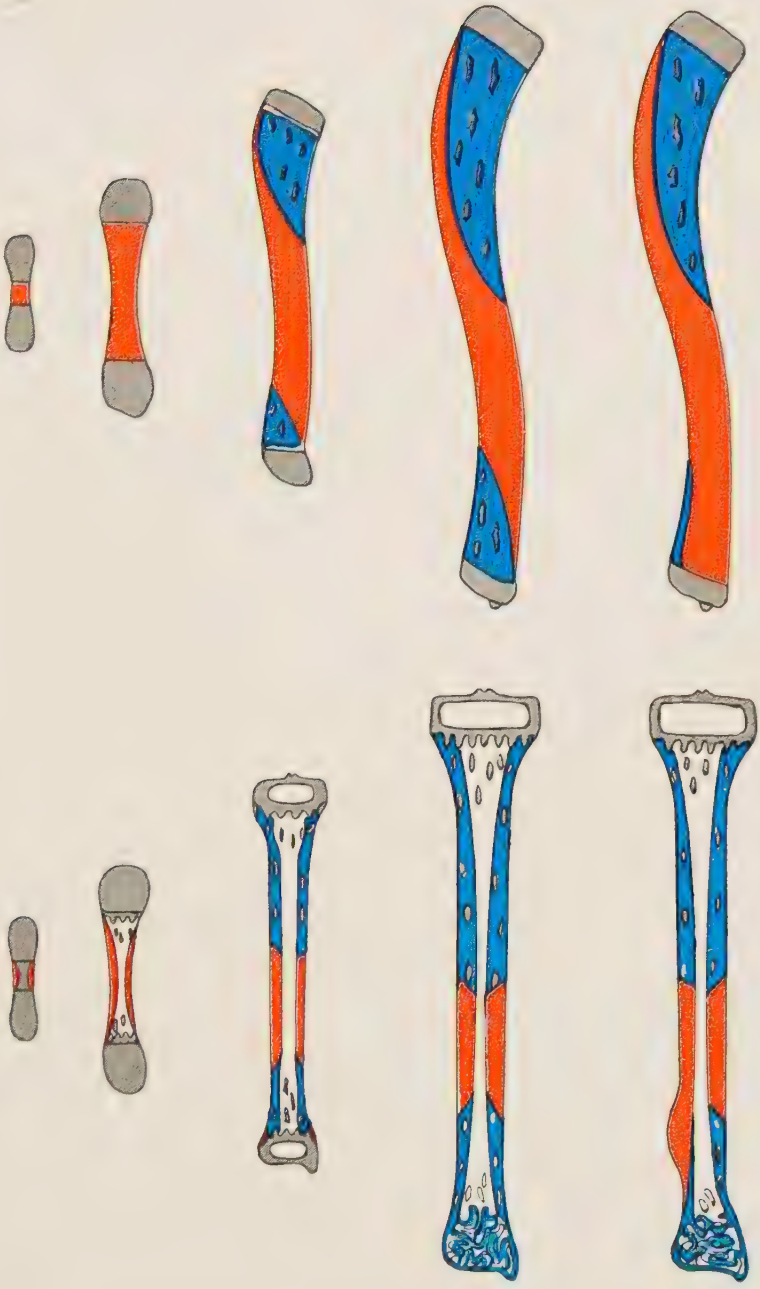


FIGURE 16.

Schéma général de la croissance des os longs.

(En bleu : *os enchondral.* En rouge : *os périostique.*)

En haut : os long vu de profil.

En bas : coupe frontale correspondante.

(Modèle cartilagineux. Chez le fœtus. Aux environs de la puberté En fin de croissance.)

truction osseuse qui se font sur le modèle périosto-enchondral primaire et d'ostéogénèse à partir d'éléments d'origine périostique ou d'origine médullaire.

Résumé

Les faits rapportés dans ce travail, basés sur des observations ayant porté sur des pièces squelettiques prélevées à différentes périodes de vie sur des espèces différentes, montrent que les processus de l'accroissement des os longs sont complexes. Ils mettent en jeu non seulement l'activité ostéogène du périoste, mais ils supposent aussi l'intervention active de l'ossification enchondrale.

Au cours de l'évolution des espèces, les processus d'ossification de croissance semblent devenir plus complexes en raison du perfectionnement progressif des pièces osseuses. Si l'ostéogénèse périostique semble suffire à l'élaboration des os de Batraciens, par contre, chez les espèces phylogéniquement plus récentes, comme les Mammifères, l'architecture plus complexe des pièces osseuses nécessite l'intervention effective dans l'accroissement de la diaphyse de l'ossification enchondrale.

Nous avons vu que cette dernière était absente chez les Batraciens, purement médullaire chez les Oiseaux. Chez les Mammifères, elle n'existe pas au début de la vie fœtale, puis reste purement médullaire jusqu'aux environs de la naissance et devient ensuite diaphysaire. Elle joue alors un rôle important dans la croissance des os longs.

L'os enchondral ne peut plus être considéré comme une formation éphémère ne pouvant jouer qu'un simple rôle dans les échanges calciques de l'organisme. Il participe effectivement à l'édification même de la diaphyse et assure ainsi en partie l'accroissement en longueur des os longs. Son rôle peut être en certains endroits effacé par le jeu de la variation modelante.

Mais il n'est pas seul en cause et le périoste assure lui aussi, dans les conditions que nous avons précisées, l'accroissement en longueur de la diaphyse.

D'autre part, l'os enchondral n'intervient pas dans le développement en largeur de la diaphyse, qui est dû uniquement, nous l'avons vu, à l'ostéogénèse périostique et médullaire.

Tout au long de la croissance, il existe une relation harmonieuse entre l'activité ostéogène du périoste et l'activité des cartilages de conjugaison dont dépend l'ossification enchondrale. Ces deux activités assurent ainsi l'édification progressive d'une diaphyse primaire dont l'architecture sera perfectionnée par les remaniements de l'ossification secondaire haversienne pour l'adapter au rôle mécanique qui lui est dévolu.

La complexité de l'étude de l'accroissement en longueur des os longs provient du fait que sur un même os, chez un même animal, pour une même espèce, les différents processus d'ostéogénèse diaphysaire peuvent s'observer parallèlement. Leur présence dépend de la période à laquelle l'observation est pratiquée et de la portion osseuse considérée.

Le Président,
P. FABRE.

Vu : *Le Doyen,*
LAZORTHES.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :
Toulouse, le 11 décembre 1963.
Le Recteur,
Président du Conseil de l'Université,
LOYEN.

BIBLIOGRAPHIE

BISGARD J., BISGARD M. — *Arch. of Surg.*, 1935, *31*, 568.

BLOOM W. — *Journ. Infect. Dis. U.S.A.*, 1960, *107*, 11.

DAHL B. — *Skrif. Nor. Vid. Akad. Oslo*, 1936, *1*, 1.

DUBREUIL G. — *Lyon Chir.*, 1911, *8*, 164.

DUHAMEL H. — *Mém. Acad. Royale Sc.*, 1742, *55*, 354.

FALKENHEIM M., NEUMAN W., HODGE H. — *Journ. Biol. Chem.*, 1947, *169*, 713.

FREY H. — *In* « Traité d'Histologie », 1877.

GATEWOOD, MULLEN B. — *Arch. of Surgery*, 1927, *15*, 115.

GEGENBAUR K. — *Jenaishe Zeitschrift*, 1867, *3*, 54.

GILL G., ABBOT L. — *Arch. of Surg.*, 1942, *45*, 286.

GODARD H. — *Presse Médicale*, 1952, *60*, 1799.

— *C. R. Assoc. Anat. Fr.*, 1955, *84*, 261.

GOODSIR J. — *In* « Anatomical and Pathological Observ. » (Mac Phail), Edinburg, 1845.

HAAS S. — *Arch. of Surgery*, 1926, *12*, 887.

HALES S. — « Statical Essays » (W. Innys), London, 1727.

HAM A. — *Journ. Bone and Joint Surgery*, 1952, *34 A*, 701.

— « Histology », 3rd ed. (J. Lippnicott), Philadelphia, 1957.

HERT J. — *Acta Univers. Carolinae Medica*, 1959, *Suppl. 9*, 37.

— *Ceskosl. Morfol.*, 1960, *8*, 290.

HEVESY G., LEVI H., REEBE O. — *Biochem. Journ.*, 1940, *34*, 532.

HUNTER J. — Œuvres complètes (traduct. Richelot), 1843, *4*.

KOLLICKER A. — « Traité d'Histologie », 1889.

LACROIX P. — *C. R. Soc. Biol.*, 1944, *138*, 1026.

— *Arch. Biol.*, Paris, 1945, *56*, 185.

— « L'organisation des os » (Desœr), 1949.

LANGENSKIOLD A. — *Acta Chir. Scand.*, 1947, *95*, 367.

LEBLOND C., WILKINSON G., BELANGER L., ROBICHON J. — *Amer. Journ. Anat.*, 1950, *86*, 289.

LOGAN M. — *Physiol. Rev.*, 1940, *20*, 522.

NUMMEMACHER R. — *Amer. Journ. Anat.*, 1939, *65*, 253.

OLLIER L. — « Traité expérimental et clinique de la Régénération », (Masson), Paris, 1867.

PLANEL H., SARROSTE J. — *C. R. Soc. Biol.*, 1961, *155*, 2443.

PLANEL H., SARROSTE J. — *C. R. Assoc. Anat.*, 1963, *119*, 1079.

POLICARD A. — « L'appareil de croissance des os longs » (Masson), Paris, 1941.

PRATT C. — *Journ. Anat.*, London, 1959, *93*, 110.

RANVIER L. — *C. R. Acad. Sc.*, 1873, *77*, 1105.

SCHAFFER J. — *Journ. Verh. Anat. Ges.*, 1911, *38*, 162.

SELYE H. — *Endocrinology*, 1932, *16*, 547.

VIALLETON L. — *C. R. Acad. Sc.*, 1919, *169*, 202.

Imprimerie Toulousaine
Vve Lion
16, rue Lakanal - Toulouse

Dépôt légal 4e trim. 63, Aa 417